INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
CHAIRE
D'AGRONOMIE
THIVERVAL-GRIGNON
78850
MINISTERE DE L'AGRICULTURE

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1980

Vol. 30 - N° 4

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

30 (4) 345-503 (1980)

AAP30.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Président Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C.N.R.A., 78000 Versailles
— J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C.N.R.A., 78000 Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

— A. COLÉNO, Chef du Département de Pathologie Végétale, I.N.A., Paris Grignon, 16, rue Claude Bernard, Paris Cedex 75231.

Annales de Zootechnie.

— A. RÉRAT Chef du Département de Nutrition C.N.R.Z. 78350 Jouy-en-Josas.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés, C.E.R.D.I.A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I.N.R.A., 16, rue N.-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C.N.R.F., 54280 Seichamps.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production. C.N.R.F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— F. GROSCLAUDE Chef du Département de Génétique animale, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I.N.R.A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— J. ASSO, Station de Virologie, Immunologie, Route de Thiverval 78850 Thiverval-Grignon,

Reproduction, Nutrition, Développement

Ch. THIBAULT, L. GUEGUEN, G. PÉTRISSANT.
Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante: Secrétariat des A.B.A.B.B., C.N.R.Z., 78350 JOUY EN-JOSAS.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I.N.R.A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
CHAIRE
D'AGRONOMIE
THIVERVAL-GRIGNON
78850
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1980

Vol. 30 - N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 345.

Avec ce numéro s'arrêtent les Annales de l'amélioration des plantes, pour revivre sous la nouvelle formule : Agronomie.

Il m'a semblé judicieux de dédier ce dernier numéro à la mémoire de Guy LEFORT, Professeur de Mathématiques à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, disparu prématurément en 1979, et d'y publier l'article qui suit.

Rien mieux que ce texte inachevé mais pourtant si lumineusement porteur d'inspiration pour l'expérimentateur, ne pourrait témoigner de l'apport que nous pouvions espérer de Guy LEFORT aux préoccupations qui sont les nôtres.

Max RIVES

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 347-375.

INTRODUCTION A L'EXPÉRIMENTATION : LA RANDOMISATION ET SES CONSÉQUENCES par

G. LEFORT

Ce document avait été écrit par G. LEFORT, (professeur de Mathématiques à l'I.N.A.P.G.), à l'intention de tous ceux qui étaient confrontés aux problèmes de l'expérimentation.

Les notions de base sont clairement définies et la nécessité de la randomisation dans tous les dispositifs expérimentaux y est soulignée. La suite de ce travail devait comprendre :

— la description de quelques méthodes permettant de réduire l'erreur parcellaire;

— l'étude des dispositifs factoriels;

— l'analyse de l'effet année dans les expériences pluriannuelles.

Le décès brutal de l'auteur a laissé ce travail inachevé. Mais ses proches collaborateurs ont estimé que, étant donné l'intérêt présenté par ce document, il devait être diffusé. Ils ont donc pris la décision de faire dactylographier le manuscrit tel qu'ils l'ont trouvé dans les dossiers de travail de son auteur.

Le plan du document est donné dans son intégralité afin que le lecteur puisse suivre la progression de l'auteur. Mais, les parties relatives aux dispositifs factoriels et à l'effet année, qui n'avaient pas encore été rédigées par l'auteur au moment de son décès, ne figurent pas dans ce manuscrit; de même dans le chapitre relatif à la réduction de l'erreur parcellaire, le paragraphe concernant l'analyse de covariance est réduit à quelques exemples.

La diffusion de cet ouvrage est encore un hommage que nous tenons à rendre à l'auteur.

Max RIVES

Introduction à l'expérimentation : la randomisation et ses conséquences

G. LEFORT

Laboratoire de Mathématiques appliquées de l I.N.A.-P.G.
16, rue Claude-Bernard,
75231 Paris Cedex 05

Plan

1. LES NOTIONS DE BASE

1.1. — *Erreur de mesure* 350
1.2. — *Erreur technique* 351
1.3. — *Populations, traitements, résultats* 352
1.4. — *Effet d'un traitement dans une population; erreur parcellaire* 353
1.5. — *Modèle* 354

2. RANDOMISATION; INTERPRÉTATION D'UNE EXPÉRIENCE RANDOMISÉE

2.1. — *La nécessité de la randomisation* 355
2.2. — *Construction d'un dispositif randomisé* 355
2.3. — *Modèle mathématique d'un dispositif randomisé* 356
2.4. — *L'interprétation statistique d'un dispositif compètement randomisé* 359
2.5. — *Conséquences pratiques de l'etude précédente* 361

3. LA RÉDUCTION DE L'ERREUR PARCELLAIRE : BLOCS — ANALYSE DE COVARIANCE

3.1. — *Les dispositifs en blocs* 362
3.2. — *Le dispositif en blocs complets* 363
3.3. — *Analyse d'un dispositif en blocs complets : étude de l'équivalence des traitements* 366
3.4. — *Dispositifs en blocs incomplets* 369
3.5. — *Blocs incomplets équilibrés; efficacité* 371
3.6. — *Étude de l'interaction dans un système en blocs incomplets* . 374
3.7. — *Analyse de covariance* 374

(*) Seuls quelques exemples sont cités dans ces paragraphes.

La fin du plan indiqué ci-dessous n'a pas été développé par l'auteur :

4. LES DISPOSITIFS FACTORIELS

4.1. — *Comment randomiser un factoriel*
4.2. — *Les contraintes techniques et la randomisation incomplète (split-plot; criss-cross; autres exemples)*
4.3. — *Les factoriels incomplets (choix de l'échantillon des traitements étudiés; dispositif analogue au B.I.B.; carrés latins)*

5. L'EFFET ANNÉE DANS LES EXPÉRIENCES PLURIANNUELLES

5.1. — *Problèmes des factoriels incomplets ou expérience partiellement randomisée (modèle de split-plot)*
5.2. — *Décomposition de l'effet année*
5.3. — *Problème des arrières effets*

I. — Les notions de base

Pour comparer plusieurs traitements, on étudie leurs « effets »; mais le sens intuitif que le praticien donne à ce mot n'est pas opérationnel. Il faut donc une définition précise du mot « effet »; ensuite seulement, il sera possible de savoir si une expérience permet ou non de répondre correctement aux questions posées.

1.1. — *Erreur de mesure*

Le résultat d'une mesure physique (d'une masse, d'une intensité électrique, ...) est entaché d'erreur : deux pesées successives d'un même corps ne donnent pas le même résultat, alors que la masse est inchangée. Si $x_1, \ldots, x_n$ sont les résultats de n mesures de la même masse, on pose donc :

$$x_1 = m + e_1 \quad \ldots\ldots \quad x_n = m + e_n$$

où m est la masse étudiée et $e_1, \ldots, e_n$, les erreurs.

En répétant un grand nombre de fois la même pesée, nous pouvons, avec une excellente approximation (en supposant que le corps étudié est invariable), obtenir la distribution expérimentale des résultats x_1, et donc associer à la pesée une loi de probabilité $\mathfrak{L}_0$: le résultat x d'une mesure est considéré comme la valeur d'une aléatoire X de loi $\mathfrak{L}_0$. (La densité de la loi $\mathfrak{L}_0$ est donnée approximativement par l'histogramme des fréquences des résultats x_i).

Si le résultat d'une mesure n'influence pas les suivantes, ce qui exclut les phénomènes d'hystérésis, les résultats $x_1, \ldots, x_n$ de n mesures sont les valeurs de n aléatoires $X_1, \ldots, X_n$ indépendantes ayant toutes la loi $\mathfrak{L}_0$.

La « vrai valeur » m de la masse étudiée est par définition l'espérance $\mathrm{E}(X)$ de X (on pose qu'en moyenne l'erreur est nulle); d'où les modèles classiques :

— pour une mesure

$$X = m + E$$

E aléatoire centrée de loi $\mathfrak{L}$ (la loi centrée $\mathfrak{L}$ associée à $\mathfrak{L}_0$ est la loi de $X - E(X)$);

— pour n mesures

$$X_1 = m + E_1 \ldots\ldots X_n = m + E_n$$

$E_1, \ldots, E_n$ aléatoires centrées *indépendantes* de loi $\mathfrak{L}$.

La loi $\mathfrak{L}$ est en général, dans le cas des erreurs de mesure, une loi normale centrée.

1.2. — *Erreur technique*

Le rendement d'une variété de blé sur une parcelle déterminée, une année donnée, avec des techniques culturales connues n'est pas susceptible de répétitions; le résultat x est unique. Cependant, nous sentons que le nombre x n'est pas davantage que dans le § 1.1 la valeur que nous cherchons : il y a un grand nombre d'opérations nécessaires, chacune entachée d'erreurs : la profondeur du labour ou la dose d'engrais ne sont pas exactement celles fixées par le protocole; le poids de la récolte est connu avec une certaine imprécision, etc... Nous poserons donc comme précédemment :

$$x = m + e$$

où m est la « vraie valeur », et l'écart e est l'erreur technique.

Nous étendrons à ce cas le modèle précédent. Les nombres x et e sont considérés comme les valeurs d'aléatoires X et E, l'aléatoire E étant centrée (m est l'espérance de X). En l'abscence de répétitions, la loi $\mathfrak{L}$ de E ne peut être obtenue expérimentalement; il est donc nécessaire de faire des hypothèses sur cette loi en utilisant l'information *a priori* ou l'analyse des conditions expérimentales (la loi $\mathfrak{L}$ peut être complètement définie ou dépendre de paramètres inconnus).

D'où le modèle :

$$\begin{cases} X = m + E \\ E \text{ centrée de loi } \mathfrak{L} \end{cases}$$

Si l'étude statistique nécessite la connaissance de la loi $\mathfrak{L}$, on prendra souvent, en l'absence d'autres informations, une loi normale, si on suppose que les effets des causes de variation incontrôlées s'ajoutent, lognormale, si on suppose que ces effets se multiplient.

Pratiquement, la différence avec l'erreur de mesure est moins nette que nous l'avons dit. S'il est effectivement impossible d'avoir des répétitions vraies, l'étude de parcelles voisines « aussi semblables que possible » donne des indications sur la répartition expérimentale de l'erreur; mais l'ordre de grandeur de l'approximation est difficile à estimer, car il dépend des différences inconnues entre les parcelles choisies.

Extension au multivariate

En général, une expérience fournit plusieurs résultats; ainsi on mesure, plutôt que le rendement, des composantes du rendement y, z, t.

Comme précédemment, y, z, t sont considérées comme les valeurs d'aléatoires Y, Z, T et nous écrirons :

$$\begin{aligned} Y &= p + U \\ Z &= q + V \\ T &= r + W \end{aligned}$$

où p, q, r sont les vraies valeurs U, V, W des aléatoires centrées, dites erreurs techniques. La donnée de la loi conjointe $\mathfrak{L}$ de U, V, W complète le modèle que nous pouvons écrire comme plus haut en désignant par X, m et E des matrices colonnes :

$$\begin{cases} X = \begin{pmatrix} Z \\ Y \\ T \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} q \\ p \\ r \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} V \\ U \\ W \end{pmatrix} = m + E \\ E \text{ centrée de loi } \mathfrak{L} \end{cases}$$

1.3. — *Populations, traitements, résultats*

Exemple 1

Comparaison de l'efficacité de diverses machines pour une opération industrielle dans un atelier, cette efficacité étant fonction du temps passé par l'ouvrier chargé de la machine pour cette opération.

La population considérée est l'ensemble des ouvriers de l'atelier; les traitements (ou modalités du facteur étudié) sont les types de machines.

Exemple 2

Comparaison de diverses techniques culturales pour une variété de blé dans une région donnée. La population considérée est l'ensemble des parcelles de la région susceptibles de recevoir du blé. Mais il y a un problème de définition des parcelles : doit-on utiliser le cadastre, choisir des carrés de taille fixée (quelle valeur doit-on prendre pour cette taille?) ou... ? Le choix à faire est important et soulève de nombreux problèmes qui ne seront pas abordés dans le cadre de cette étude.

Les traitements sont les techniques étudiées et peuvent être les modalités d'un facteur unique (mode de travail par exemple) ou les combinaisons des modalités de plusieurs facteurs (travail du sol, fertilisation, densité de semis,...).

Dans la suite de l'étude, nous supposerons toujours que sont complètement définis la population $\mathfrak{P}$ *considérée* (les éléments de cette population sont appelés unités ou parcelles) *et les traitements étudiés*, l'ensemble de ces traitements sera noté $\mathfrak{T}$.

Si le traitement t de $\mathfrak{T}$ est appliqué à l'unité u de $\mathfrak{P}$, on obtient un résultat qui peut être un ou plusieurs nombres réels (rendement ou composantes du rendement par exemple). Si l'expérience a été faite plusieurs fois, nous noterons $x_{tu,l}$ le résultat de t sur u à la l^{ere} répétition; l sera supprimé s'il n'y a pas de répétitions.

Le symbole $x_{tu,l}$ est un nombre réel (cas univariate) ou une matrice colonne ayant autant de termes qu'on a effectué de mesures dans l'expérience. (cas multivariate).

Nous admettrons le modèle défini en 1.2 et considérons le résultat $x_{tu,l}$ comme la valeur d'une aléatoire :

$$X_{tu,l} = m_{tu} + E_{tu,l}$$

où $E_{tu,l}$, erreur technique, est une aléatoire centrée. L'espérance m_{tu} de $X_{tu,l}$ est le « vrai résultat » du traitement t sur la parcelle u.

1.4. — *Effet d'un traitement dans une population; erreur parcellaire*

Nous allons étudier m_{tu} valeur du traitement t sur la parcelle u.

Nous désignerons par N le nombre des unités u de la population $\mathcal{P}$ et par T, le nombre des traitements t de l'ensemble $\mathcal{T}$. Une moyenne sera notée en remplaçant l'indice par un point; ainsi :

$$m_{t.} = \frac{1}{N} \sum_{u \in \mathcal{P}} m_{tu}$$

$$m_{..} = \frac{1}{T} \sum_{t \in \mathcal{T}} m_{t.} = \frac{1}{NT} \sum_{u,\, t} m_{tu}$$

Définitions :

Nous appellerons :

$m_{t.}$	résultat moyen du traitement t dans $\mathcal{P}$;
$m_{..}$	moyenne générale;
$a_t = m_{t.} - m_{..}$	effet du traitement t dans $\mathcal{P}$;
$\varepsilon_{tu} = m_{tu} - m_{t.}$	erreur parcellaire (ou unitaire).

Ces définitions impliquent :

$$\forall t, \sum_{u \in \mathcal{P}} \varepsilon_{tu} = 0$$

$$\sum_{t \in \mathcal{T}} a_t = 0$$

Remarques importantes

a) Le résultat moyen $m_{t.}$ du traitement t dépend de la population $\mathcal{P}$. Parler de résultat moyen d'un traitement sans préciser la population de référence n'a aucun sens.

b) L'effet a_t du traitement t dépend comme $m_{t.}$ de la population $\mathcal{P}$ mais aussi de l'ensemble $\mathcal{T}$ des traitements étudiés ($m_{..}$ dépend de $\mathcal{T}$); il est donc indispensable de définir $\mathcal{P}$ et $\mathcal{T}$ avant de parler d'effet du traitement t.

Par contre, la différence des effets de deux traitements

$$a_t - a_{t'} = m_{t.} - m_{t'.}$$

dépend de la population $\mathcal{P}$, mais non de l'ensemble $\mathcal{T}$.

c) L'erreur parcellaire ε_{tu} est une conséquence de l'hétérogénéité de la population $\mathcal{P}$. Pour une parcelle « donnée », elle n'a pas la même valeur dans une population $\mathcal{P}'$ ou dans une sous-population $\mathcal{P}'$.

Discussion des possibilités de pondération

Si $\mathfrak{T}$ est une population de parcelles u et x_{tu} un rendement, il est souvent intéressant de pondérer chaque rendement x_{tu} par la surface σ_u de la parcelle u, et de poser :

$$m_{t.} = \frac{1}{S} \sum_u \sigma_u m_{tu} \qquad \text{où} \qquad S = \sum_u \sigma_u$$

$$\varepsilon_{ut} = m_{tu} - m_{t.}$$

ce qui implique les relations :

$$\forall t \sum_u \sigma_u \varepsilon_{tu} = 0$$

Malheureusement, ces relations ne sont pas adaptées à l'étude de la partie 2; aussi est-il préférable si on veut pondérer les résultats par les surfaces σ_u de prendre des parcelles toutes de même taille, par exemple en ne prenant dans chaque parcelle u qu'une sous-parcelle de surface σ indépendante de u.

Dans la suite, nous supposerons toujours que le résultat moyen m_t, est la moyenne arithmétique des résultats m_{tu} des N unités de la population $\mathfrak{T}$.

Par contre, il n'y a aucun inconvénient à attacher une importance différente aux divers traitements et à associer au traitement t le poids ϕ_t, ce qui conduit à poser :

$$m_{..} = \frac{1}{\Phi} \sum_t \phi_t m_{t.} \qquad \text{où} \qquad \Phi = \sum_t \phi_t$$

$$a_t = m_{t.} - m_{..}$$

et implique :

$$\sum_t \phi_t a_t = 0$$

La moyenne $m_{..}$, et donc aussi, les effets moyens a_t dépendent des poids ϕ_t choisis; mais la différence de deux effets :

$$a_t - a_{t'} = m_{t.} - m_{t'.}$$

ne dépend pas des poids ϕ_t.

1.5. — *Modèle*

La valeur du traitement t sur la parcelle u :

$$m_{tu} = m_{..} + a_t + \varepsilon_{tu}$$

est la somme de 3 termes :

— la moyenne générale $m_{..}$;
— l'effet a_t du traitement t de $\mathfrak{T}$ dans la population $\mathfrak{T}$;
— l'erreur parcellaire ε_{tu}.

L'observation x_{tu}, résultat de l'expérience, est la valeur de l'aléatoire (réelle ou matricielle) :

$$X_{tu} = m_{tu} + E_{tu} = m_{..} + a_t + \varepsilon_{tu} + E_{tu}$$

où E_{tu}, erreur technique, est une aléatoire centrée. On admet en général que les aléatoires E_{tu} ont même loi $\mathfrak{L}$, et sont indépendantes; mais on doit parfois poser que la loi de E_{tu} dépend du traitement t.

II. — Randomisation ; interprétation d'une expérience randomisée

2.1. — *La nécessité de la randomisation*

La définition de $m_{t.}$ et $m_{..}$, ou de a_t suppose la connaissance de toutes les valeurs m_{tu}, c'est-à-dire l'application de tout traitement t de $\mathcal{T}$ à toute unité u de $\mathcal{U}$(tout couple t, u, c'est-à-dire tout élément de l'ensemble produit $\mathcal{T} \times \mathcal{U}$ doit être étudié).

Dans l'exemple 1 du § 1.3, il faut faire travailler chaque ouvrier sur toutes les machines, ce qui ne présente aucune difficulté particulière; le seul problème est que l'expérience risque d'être longue et coûteuse.

Mais dans l'exemple 2, comme dans presque toutes les expériences agronomiques, il est impossible d'obtenir tout couple t, u; chaque parcelle u reçoit un traitement unique une année donnée (labour profond ou travail superficiel du sol, pailles enfouies ou non, ...); pour chaque élément u, un et un seul des T couples t, u possibles est étudié. On ne peut atteindre l'ensemble $\mathcal{T} \times \mathcal{U}$ tout entier, mais seulement un sous-ensemble particulier (un échantillon). Pour que l'analyse de cet échantillon n'entraîne pas d'erreur systématique, le plus simple est de définir par tirage au sort ses éléments : les parcelles recevant le traitement t doivent être choisies de manière que la probabilité qu'une parcelle u reçoive ce traitement soit la même pour toutes les parcelles de $\mathcal{U}$. C'est là le problème de la randomisation.

Remarques

a) La nécessité de la randomisation subsiste si toutes les parcelles de $\mathcal{U}$ sont soumises à l'expérimentation (cas d'une enquête exhaustive dans une région par exemple) : c'est en effet l'ensemble produit $\mathcal{T} \times \mathcal{U}$ qu'il faut explorer, alors que pour chaque u, un seul t peut être retenu.

b) La randomisation est inutile dans le seul cas où la population peut être décomposée en sous-ensembles de T unités identiques : il suffit alors d'appliquer chaque traitement à une unité de chacun de ces sous-ensembles. Il en est *a fortiori* de même si toutes les unités de $\mathcal{U}$ sont identiques. Mais de tels cas sont rares.

2.2. — *Construction d'un dispositif randomisé*

Définir un dispositif expérimental, c'est définir le sous-ensemble de $\mathcal{T} \times \mathcal{U}$ retenu, ou encore définir pour tout traitement t l'ensemble $\mathcal{U}_t$ des parcelles soumises au traitement t (le nombre n_t des parcelles de $\mathcal{U}_t$ est le nombre des répétitions du traitement t).

Les nombres n_t sont fixés *à priori* et arbitraires (leur somme est égale au nombre N total de parcelles).

Un dispositif est randomisé si, pour tout t, les parcelles de $\mathcal{U}_t$ sont choisies aléatoirement sous les deux conditions :

(C_1) La probabilité qu'une parcelle u appartienne à $\mathcal{U}_t$ est la même pour toutes les parcelles u; cette probabilité est égale à n_t/N.

(C_2) La probabilité qu'une parcelle u appartienne à $\mathfrak{U}_t$ et une parcelle v à $\mathfrak{U}_s$ est la même pour tout couple u, v ($u \neq v$); cette probabilité a pour valeur

$$\frac{n_t n_s}{N(N-1)} \quad \text{si } s \neq t \qquad \frac{n_t(n_t-1)}{N(N-1)} \quad \text{si } s = t$$

Dispositif complètement randomisé

Ce dispositif s'obtient par la méthode la plus simple : on détermine par tirages au sort successifs avec équiprobabilité les n_1 parcelles de $\mathfrak{U}_1$, puis dans les N-n_1 parcelles restantes, les n_2 parcelles de $\mathfrak{U}_2$ et ainsi de suite.

Les conditions (C_1) et (C_2) sont évidemment satisfaites.

Randomisation sous contrainte

La méthode précédente peut conduire à des dispositifs peu satisfaisants : par exemple si les parcelles de $\mathfrak{F}$ sont les éléments d'un carré, on peut obtenir pour $\mathfrak{U}_1$ la première ligne du carré. Pour le statisticien qui replace ce dispositif dans une longue série de dispositifs randomisés, il n'y a rien là d'étonnant; par contre, le praticien pensera, sans doute à juste titre, que pour son expérience particulière, ce dispositif est inacceptable.

Pour concilier les deux attitudes, on peut décider *a priori* de refuser certains dispositifs (certaines partitions $\mathfrak{U}_1$, ..., $\mathfrak{U}_t$ de $\mathfrak{F}$); l'important est que le refus de ces dispositifs ne modifie pas les conditions (C_1) et (C_2), ce qu'on peut vérifier. Pratiquement, on emploiera la méthode indiquée pour obtenir un dispositif complètement randomisé; si le dispositif obtenu est un de ceux qui ont été refusés, on refera complètement le tirage au sort.

Les lecteurs intéressés peuvent en particulier se reporter à l'article de W. J. YOUDEN « Randomization and experimentation « paru dans *Technometrics* Vol. 14, n° 1 (1972).

Choix des unités expérimentales dans une population plus vaste

Si la population étudiée $\mathfrak{F}$ est trop importante pour que toutes les unités de $\mathfrak{F}$ soient soumises à l'expérimentation, on doit d'abord déterminer le sous-ensemble $\mathfrak{U}$ des unités expérimentales : $\mathfrak{U}$ sera un échantillon aléatoire pris dans $\mathfrak{F}$ ou, dans certains cas, un sous-ensemble jugé représentatif de $\mathfrak{F}$ pour certains critères.

Le choix de $\mathfrak{U}$ étant fait, la randomisation s'effectue comme indiqué plus haut en remplaçant $\mathfrak{F}$ par $\mathfrak{U}$.

2.3. — *Modèle mathématique d'un dispositif randomisé*

Nous reprenons le modèle du § 1.5. Le résultat x_{tu} du traitement t sur la parcelle u est la valeur de l'aléatoire :

$$X_{tu} = m_{t.} + \varepsilon_{tu} + E_{tu}$$

où $m_{t.}$ est la valeur de t dans la population $\mathfrak{F}$, et ε_{tu}, l'erreur parcellaire. Les aléatoires E_{tu} sont indépendantes, centrées et ont des lois $\mathfrak{L}_t$.

Dispositif non randomisé

L'ensemble $\mathfrak{U}_t$ des n_t parcelles soumises au traitement t est choisi arbitrairement par l'expérimentateur.

L'estimateur de $m_t.$ est la moyenne $X_t.$ dont l'espérance est :

$$m_t. + \frac{1}{n_t} \sum_{u \in \mathfrak{U}_t} \varepsilon_{tu}$$

Cet estimateur est donc biaisé, le second terme étant en général non nul.

Dispositif randomisé

Les aléatoires observées ne sont pas les X_{tu} puisqu'il y a un tirage au sort préalable (pour la construction du dispositif) et nous noterons Y_{tj} l'aléatoire associée à la j^e répétition du traitement t.

L'aléatoire Y_{tj} peut être l'une quelconque des aléatoires X_{tu} puisque la parcelle u est désignée par tirage au sort : une fois connus les résultats du tirage, on sait que :

$$Y_{tj} = X_{tu\,(t,\,j)}$$

où $u\ (t, j)$ est la parcelle affectée à la j^e répétition du traitement t.

Pour expliciter cette relation, nous utiliserons les aléatoires D_{tju} définies par :

$$\begin{cases} D_{tju} = 1 & \text{si } u \text{ est affectée à la } j^e \text{ répétition de } t. \\ D_{tju} = 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

$$1 \leqslant t \leqslant T \qquad 1 \leqslant j \leqslant n_t \qquad 1 \leqslant u \leqslant N$$

Ces aléatoires ont toutes même espérance $1/N$; associées au tirage au sort, elles sont indépendantes des erreurs techniques E_{tu}.

L'introduction des aléatoires D_{tju} permet d'écrire :

$$\begin{aligned} Y_{tj} &= \sum_{u \in \mathfrak{I}} D_{tju} X_{tu} = \sum_{u \in \mathfrak{I}} D_{tju}(m_t. + \varepsilon_{tu} + E_{tu}) \\ &= m_t. + \sum_{u \in \mathfrak{I}} D_{tju}\,\varepsilon_{tu} + \sum_{u \in \mathfrak{I}} D_{tju} E_{tu} \\ &= m_t. + V_{tj} + W_{tj} \end{aligned}$$

Les aléatoires Y_{tj} et $Y_t.$ *sont des estimateurs non biaisés de* $m_t.$ (ont une espérance égale à $m_t.$).

En effet, l'indépendance de D_{tju} et E_{tu} implique :

$$E(D_{tju} E_{tu}) = E(D_{tju})\, E(E_{tu}) = 0$$

d'où :

$$E(W_{tj}) = 0$$

De même (voir § 1.4) :

$$E(V_{tj}) = \sum_u E(D_{tju})\,\varepsilon_{tu} = \frac{1}{N} \sum_u \varepsilon_{tu} = 0$$

Par suite, l'espérance des Y_{tj} est $m_t.$ et il en est de même de celle de la moyenne $Y_t.$.

Étude de l'erreur

L'erreur est la différence :

$$Z_{tj} = Y_{tj} - m_{t.} = V_{tj} + W_{tj}$$

ou la moyenne $Z_{t.}$, si on considère l'estimateur $Y_{t.}$.

a) L'erreur Z_{tj} est la somme de deux aléatoires d'interprétation simple :

— L'aléatoire W_{tj} est le résultat des variations des conditions expérimentales (fluctuations non contrôlées de certains facteurs, erreurs de mesure,...);

— L'aléatoire V_{tj} est le résultat des différences entre les parcelles de la population $\mathfrak{P}$; elle traduit l'hétérogénéité de cette population.

Par abus de langage, nous désignerons encore V_{tj} et W_{tj} comme l'erreur parcellaire et l'erreur technique; mais il est important de bien distinguer le nombre ε_{tu} défini dans § 1., et l'aléatoire V_{tu} utilisée ici.

b) Dans le cas général où les aléatoires E_{tu} sont indépendantes et ont même loi $\mathfrak{L}$ (ou des lois $\mathfrak{L}_t$ dépendant du seul traitement t), les aléatoires W_{tj} sont indépendantes et ont même loi $\mathfrak{L}$ (ou des lois $\mathfrak{L}_t$). La loi $\mathfrak{L}$ ou les lois $\mathfrak{L}_t$ sont souvent normales.

c) Les aléatoires V_{tj} sont centrées et on montre que :

— les deux ensembles $\{V_{tj}\}$ et $\{W_{sl}\}$ sont indépendants;

— les variances et covariances des V_{tj} sont :

$$\text{var } V_{tj} = \delta_t = \frac{1}{N} \sum_u \varepsilon_{tu}^2$$

$$\text{cov } (V_{tj'} V_{tj'}) = -\frac{1}{N-1} \delta_t \quad \text{si } j' \neq j$$

$$\text{cov } (V_{tj'} V_{sj'}) = -\frac{1}{N(N-1)} \sum_u \varepsilon_{tu} \varepsilon_{su} \quad \text{si } s \neq t$$

d) L'indépendance de V_{tj} et W_{tj} implique que la précision du dispositif expérimental peut être définie par :

$$\text{var } Z_{tj} = \text{var } V_{tj} + \text{var } W_{tj}$$

Pour accroître la précision, on doit donc réduire l'hétérogénéité du matériel expérimental, c'est-à-dire var V_{tj} ou la variabilité des conditions expérimentales, c'est-à-dire var W_{tj}. L'effort doit porter en priorité sur la plus grande des deux erreurs, car on ne gagne pratiquement rien en réduisant une erreur faible par rapport à l'autre.

e) Les méthodes statistiques classiques permettent d'estimer la variance de Z_{tj}, c'est-à-dire la variance totale. On peut souvent avoir un ordre de grandeur de var W_{tj} en comparant les résultats de plusieurs prélèvements dans une même parcelle; mais il est nécessaire que les sous-parcelles utilisées pour ces prélèvements soient assez grandes pour que la micro-hétérogénéité du sol ne fausse pas les résultats.

Une étude de la structure du champ expérimental, en particulier à partir

d'une expérience à blanc, peut donner des indications sur la variance de l'erreur parcellaire (voir par exemple MATTERN « *Performance of various designs of field experiments when applied in random fields*, IUFRO 70 p. 117-129).

2.4. — *L'interprétation statistique d'un dispositif complètement randomisé*

Un intérêt supplémentaire des dispositifs complètements randomisés est de permettre des études statistiques ne nécessitant aucune des hypothèses habituelles du modèle linéaire unidimensionnel ou multidimensionnel (indépendance des observations relatives à des unités distinctes, égalité des variances et covariances, normalité).

Nous allons indiquer le principe de la méthode pour le test classique de :

H_0 : équivalence des traitements de $\mathfrak{T}$

contre

$\overline{H_0}$: les traitements de $\mathfrak{T}$ ont des effets différents.

L'hypothèse H_0 signifie que tout traitement t n'a d'effet ni moyen dans la population $\mathfrak{P}$, ni particulier sur une parcelle u, et se traduit par les conditions :

$$\forall t,\ a_t = 0$$
$$\forall t, \forall u,\ \varepsilon_{tu} = \eta_u \quad \text{fonction de } u \text{ seul.}$$

Test de permutation

Si l'hypothèse H_0 est vraie, l'attribution des résultats y_{tj} au traitement t est une conséquence directe du choix aléatoire du sous-ensemble $\mathfrak{U}_T$ des parcelles soumises au traitement t. Un choix différent de la partition $\mathfrak{U}_1, \ldots, \mathfrak{U}_T$ se traduit par une permutation de l'ensemble des valeurs y_{tj} et est aussi probable que le résultat initial. Nous considérerons donc comme également probables les N! permutations des y_{tj} (aucune hypothèse sur les lois des aléatoires V_{tj} ou W_{tj} n'est pour cela nécessaire) et étudierons pour cette distribution de probabilité les lois des statistiques intéressantes.

En particulier, la statistique F classique s'écrit :

$$\frac{N-T}{T-1}\,\frac{\sum_t n_t(Y_{t.}-Y_{..})^2}{\sum_{tj}(Y_{tj}-Y_{t.})^2} = \frac{N-T}{T-1}\,\frac{\sum_t n_t(Y_{t.}-Y_{..})^2}{\sum_{tj}(Y_{tj}-Y_{..})^2 - \sum_t n_t(Y_{t.}-Y_{..})^2}$$

et est une fonction homographique de la seule aléatoire

$$Q = \sum_t n_t(Y_{t.}-Y_{..})^2$$

puisque toute permutation des y_{tj} laisse invariant $y_{..}$ et donc :

$$\sum_t (y_{tj}-y_{..})^2$$

Le calcul des valeurs prises par Q pour toutes les permutations des y_{tj} permet de déterminer la valeur limite pour un niveau donné, 5 p. 100, par exemple, et donc de décider le rejet ou la conservation de H_0.

Une étude analogue peut être faite en analyse multivariate en remplaçant la statistique F par la statistique correspondante (rapport de vraisemblance en loi normale par exemple).

Étude approchée

La méthode précédente nécessite des calculs très lourds; en remarquant qu'une permutation des y_{tj}, produit de permutations sur les indices j pour chaque t, ne change pas la valeur de Q, on voit que le nombre des valeurs à calculer est :

$$N!/n_1!n_2! \ldots n_T!$$

et, sauf dans les cas de très faibles valeurs de T et des n_t, est très grand.

Heureusement, il a été établi que *la loi de la statistique* F, obtenue à partir des permutations, *diffère peu de la loi classique de Fisher-Snedecor* si les effectifs $n_1, \ldots, n_T$ ne sont pas trop petits. On peut donc, avec une bonne approximation, prendre pour valeur limite le nombre lu dans la table de F à T-1 et N-T degrés de liberté.

Ce résultat peut paraître surprenant car le modèle étudié diffère sensiblement du modèle classique :

— aucune hypothèse n'a été faite sur les lois de probabilité;

— les erreurs V_{tj} sont correlées.

Mais, sans entrer dans le détail des calculs, on peut faire deux remarques explicatives :

a) Les aléatoires V_{tj} et W_{tj} sont des combinaisons linéaires des aléatoires D_{tju} dont le nombre est grand; le théorème central limite suggère donc que ces aléatoires, et *a fortiori* leurs moyennes $V_{t.}$ et $W_{t.}$, sont approximativement normales.

b) Dans le cas où les erreurs parcellaires ε_{tu} sont des nombres η_u ne dépendant que de u, les aléatoires V_{tj} ont toutes même variance δ, et deux à deux, même covariance ϕ :

$$\delta = \frac{1}{N} \sum_u \eta_u^2 \qquad \phi = \frac{-1}{N-1} \delta$$

Il suffit alors d'ajouter à toute aléatoire V_{tj} une aléatoire V normale centrée de variance $-\phi$ et indépendante des V_{tj} pour obtenir des aléatoires :

$$\overset{v}{V}_{tj} = V_{tj} + V$$

non correlées (indépendantes pour la loi normale approchée) et de même variance :

$$\delta - \phi = \delta \frac{N}{N-1} = \frac{1}{N-1} \sum \eta_u^2$$

Il résulte des remarques *a*) et *b*) que les aléatoires

$$\overset{v}{Y}_{tj} = Y_{tj} + V = m_{t.} + \overset{v}{V}_{tj} + W_{tj}$$

satisfont, avec une bonne approximation, les hypothèses du modèle classique, et donc que les résultats valables pour ce modèle leur sont applicables.

Le remplacement des Y_{tj} par les $\overset{v}{Y}_{tj}$ n'est pas gênant, car l'aléatoire V disparaît dans tout contraste

$$\sum c_{tj} Y_{tj} \quad \text{avec} \quad \sum c_{tj} = 0$$

Or, les comparaisons entre traitements (tests, étude des différences deux à deux) sont toujours construites à partir des contrastes; dans ces conditions, on obtient les mêmes valeurs en remplaçant dans les statistiques utilisées Y_{tj} par les $\overset{v}{Y}_{tj}$.

2.5. — *Conséquences pratiques de l'étude précédente*

a) Dans la mise en place d'un dispositif expérimental, la randomisation s'emploie pour :

— éviter toute liaison entre le ou les facteurs de variation étudiés et les facteurs parasites incontrôlés, et ne pas biaiser les estimations des effets mesurés;

— neutraliser les correlations « géographiques », par exemple entre parcelles voisines, le résultat y_{tj} n'étant associé à aucune parcelle particulière, à la différence de x_{tu}.

b) Des dispositifs incomplètement randomisés sont acceptables si les conditions C_1 et C_2 du § 2.2 sont vérifiées; sinon le modèle doit prendre en compte la technique de mise en place de l'expérience.

c) Si le dispositif est randomisé, il est inutile de se préoccuper de la validité des hypothèses classiques du modèle d'analyse de variance (normalité par exemple), ces hypothèses ne sont pas en général vérifiées; mais les résultats de l'étude restent valables pour tester l'hypothèse H_0 (pas d'effet moyen, ni d'effet particulier sur les parcelles du facteur étudié) ou étudier les propriétés des estimateurs des effets.

d) Dans le cas où l'hypothèse étudiée est plus générale (ainsi pas d'effet moyen du facteur étudié dans la population expérimentale), des précautions supplémentaires doivent être prises : les variances des erreurs doivent être à peu près les mêmes pour toutes les variantes du facteur, l'importance de cette condition étant moins grande pour les dispositifs équilibrés, c'est-à-dire tels que les nombres $n_1, \ldots, n_T$ de répétitions de chaque traitement soient égaux.

e) Si le choix de la variable intéressante n'est pas clair (ce peut être le résultat y, ou $ln(y)$, ou $\phi(y)$, ϕ fonction strictement croissante) ou si on craint que la répartition des y_{tj} soit très irrégulière, il sera prudent de remplacer le résultat y_{tj} par son rang r_{tj} (dans l'ensemble des résultats classés par ordre de grandeur croissante) et de faire l'analyse de variance sur les rangs r_{tj}.

III. — La réduction de l'erreur parcellaire : blocs, analyse de covariance

La réduction de l'erreur technique est pour l'essentiel le travail de l'expérimentateur; elle s'obtient par une exécution soignée du protocole expérimental (contrôle rigoureux des facteurs étudiés, précision des mesures, etc...).

La réduction de l'erreur parcellaire peut être obtenue, d'une part, par un choix convenable des unités expérimentales, d'autre part, par une mise en place de l'expérience et une analyse statistique bien adaptées au problème posé.

Nous ne traiterons ici que du second problème, ce qui ne signifie pas que nous sous-estimions l'importance du premier (implantation du champ expérimental taille et formes des parcelles, ...).

3.1. — *Les dispositifs en blocs*

Pour réduire l'erreur parcellaire, on fait une partition de l'ensemble $\mathcal{T}$ des unités expérimentales en sous-ensembles plus homogènes $\mathcal{T}_1$, ..., $\mathcal{T}_b$. Autrement dit, on fait un classement des unités expérimentales en fonction de critères qualitatifs ou quantitatifs supposés avoir un effet sur les résultats mesurés. Il est en général préférable de regrouper des unités voisines (dans l'espace ou le temps suivant le type d'expérience) pour la raison simple qu'il y a presque toujours variation continue de certains facteurs; mais ce n'est pas une règle absolue.

Le choix des blocs doit être adapté à l'expérience, et nous donnerons seulement quelques exemples :

— dans le cas de parcelles expérimentales, on tiendra compte de l'histoire de la parcelle (précédent, anteprécédent, fertilisation, etc...), de différences éventuelles d'exposition, de la distance à un brise vent (haie, arbres) dans certains cas de différences de drainage, etc...;

— si un champ expérimental a une légère pente, les blocs seront délimités par des lignes de niveau;

— si une expérience à blanc a été faite préalablement, le rendement obtenu est un facteur de classification des parcelles;

— dans le cas d'expériences sur animaux, on pourra mettre dans un bloc les animaux d'une même portée, ou demi-frères, ou hébergés dans une même loge;

— dans des études de croissance, on classera les animaux suivant le poids initial et le taux de croissance dans la période préexpérimentale;

— si certains résultats ne sont pas mesurés objectivement (notes de pointage, note d'infestation d'adventices, etc..), et si plusieurs observateurs sont utilisés, un bloc comprendra des unités inspectées par la même personne;

— pour la mesure du temps mis par diverses personnes pour effectuer une opération donnée, les blocs seront constitués de mesures faites à une période donnée, par exemple début de matinée, milieu de matinée, etc...

Décomposition de l'erreur parcellaire

L'indice u qui désignait l'unité expérimentale dans 2. est ici remplacé par le couple j, v (j indice du bloc, v numéro de l'unité dans le bloc). L'erreur parcellaire, notée maintenant ε_{tjv}, se décompose :

$$\begin{aligned}\varepsilon_{tjv} &= \varepsilon_{.j.} + (\varepsilon_{tj.} - \varepsilon_{.j.}) + (\varepsilon_{tjv} - \varepsilon_{tj.}) \\ &= \beta_j + \theta_{tj} + \varepsilon'_{tjv}\end{aligned}$$

On vérifie que si les blocs ont tous même nombre k d'unités :

$$\sum_j \beta_j = 0; \qquad \forall_j, \sum_t \theta_{tj} = 0; \qquad \forall_t, \sum_t \theta_{tj} = 0$$

$$\forall_t, \forall_j, \sum_v \varepsilon_{tjv} = 0$$

Plus généralement, si le bloc j a k_j unités,

$$\sum_j k_j \beta_j = 0 \qquad \forall_t, \sum_j k_j \theta_{tj} = 0$$

Le paramètre $\beta_j = \varepsilon_{.j.}$ définit l'effet moyen des unités du bloc j pour l'ensemble $\mathcal{T}$ des traitements ou effet bloc.

Le paramètre $\theta_{tj} = \varepsilon_{tj.} - \varepsilon_{.j.}$ est la valeur supplémentaire positive ou négative prise par les unités du bloc j quand le traitement t leur est appliqué; c'est un cœfficient d'interaction bloc traitement.

Le paramètre ε'_{tjv} est l'erreur parcellaire intrabloc et définit la variabilité interne au bloc.

Le dispositif en blocs est intéressant s'il réduit sensiblement l'erreur parcellaire, c'est-à-dire si :

$$\sum_{t,j,v} \varepsilon^2_{tjv} = \mathrm{T} \sum_{t,j} \varepsilon^2_{tj.} + \sum_{t,j,v} \varepsilon'^2_{tjv}$$

est notablement supérieur à :

$$\sum_{t,j,v} \varepsilon'^2_{tjv}$$

L'analyse statistique conduit à nuancer cette affirmation et des précisions supplémentaires seront apportées au paragraphe suivant.

L'analyse statistique d'un dispositif en blocs repose sur la comparaison entre eux des résultats d'un même bloc; si le choix des blocs est satisfaisant, l'erreur parcellaire est plus faible que dans le dispositif complètement randomisé étudié en 2.; il y a donc un grain de précision. Dans certains cas, on peut aussi faire des comparaisons entre blocs; mais l'information supplémentaire ainsi obtenue est en général faible à cause de la variabilité entre blocs.

3.2. — *Le dispositif en blocs complets*

Dans ce dispositif, le nombre d'unités de chaque bloc est égal au nombre T des traitements étudiés; chaque traitement figure une fois et une seule dans chaque bloc. Le nombre de répétitions de chaque traitement est le nombre b des blocs.

Ce dispositif n'a d'intérêt que sous deux conditions :

— la même importance est attachée à chaque traitement;

— il est possible d'obtenir des sous-ensembles de T unités relativement homogènes, ce qui suppose en général que T n'est pas trop grand.

Randomisation

Nous ne reviendrons pas sur la nécessité de la randomisation qui se fait très simplement : dans chaque bloc, l'unité affectée au traitement t doit être choisie par tirage au sort équiprobable.

On pourra aussi considérer des randomisations sous contraintes en introduisant des conditions analogues aux conditions C_1 et C_2 du § 2.2 pour chacun des blocs.

Modèle statistique

Nous désignerons par Y_{tj} l'aléatoire associée au résultat du traitement t dans le j^e bloc et introduirons les aléatoires D_{tjv} définies par :

$D_{tjv} = 1$ si l'unité v du bloc est soumise au traitement.
$D_{tjv} = 0$ sinon

En notant E_{tjv} l'erreur technique, on obtient, comme au paragraphe 2.3,

$$\begin{aligned} Y_{tj} &= \sum_{v=1}^{T} D_{tjv}(m_{t.} + \varepsilon_{tjv} + E_{tjv}) \\ &= \sum_{v=1}^{T} D_{tjv}(m_{..} + a_t + \beta_j + \theta_{tj} + \varepsilon'_{tjv} + E_{tjv}) \\ &= m_{..} + a_t + \beta_j + \theta_{tj} + \tilde{V}_{tj} + \tilde{W}_{tj} \end{aligned}$$

où

$$\tilde{V}_{tj} = \sum_{v=1}^{T} D_{tjv}\varepsilon'_{tjv} \quad \text{et} \quad \tilde{W}_{tj} = \sum_{v=1}^{T} D_{tjv}E_{tjv}$$

sont l'erreur parcellaire et l'erreur unitaire.

a) Dans le cas général où les aléatoires E_{tu} sont indépendantes et ont même loi $\mathfrak{L}$ (ou des lois $\mathfrak{L}_t$ dépendant du seul traitement t), les aléatoires $\tilde{W}_{tj}$ sont indépendantes et ont même loi $\mathfrak{L}$ (ou des lois $\mathfrak{L}_t$); la loi $\mathfrak{L}$ ou les lois $\mathfrak{L}_t$ sont souvent normales.

b) Les aléatoires $\tilde{V}_{tj}$ sont centrées et on montre que :

— les deux ensembles $\{\tilde{V}_{tj}\}$ et $\{\tilde{W}_{sl}\}$ sont indépendants;
— les b ensembles $\{\tilde{V}_{t1}\}, \{\tilde{V}_{tb}\}$ sont indépendants;
— les variances et covariances des $\tilde{V}_{tj}$ sont :

$$\text{var } \tilde{V}_{tj} = \tilde{\delta}_{tj} = \frac{1}{T}\sum_v \varepsilon'^2_{tjv}$$

$$\text{cov } (\tilde{V}_{tj}, \tilde{V}_{sj}) = -\frac{1}{T(T-1)}\sum_v \varepsilon'_{tjv}\,\varepsilon'_{sjv} \quad \text{si} \quad s \neq t$$

Comparaison de la précision des blocs et du dispositif complètement randomisé

L'estimateur de la valeur moyenne $m_{..} + a_t$ du traitement t est la moyenne $Y_{t.}$ des observations relatives au traitement t. Nous allons donc comparer la variance de $Y_{t.}$ dans les deux modèles pour un même nombre d'unités expérimentales $N = bT$.

— Dans le dispositif complètement randomisé, les résultats du paragraphe 2.3 donnent (en remplaçant l'indice u par le couple j, v) :

$$\text{var } Y_{t.} = \text{var } V_{t.} + \text{var } W_{t.} = \frac{1}{b^2}\left[\sum_j \text{var } V_{tj} + \sum_{j \neq j'} \text{cov } (V_{tj} V_{tj'})\right]$$

$$= \frac{1}{b^2}\left[b\delta_t + b(b-1)\frac{-\delta_t}{bT-1}\right]$$

$$= \frac{b(T-1)}{bT-1}\,\frac{1}{b^2 T}\sum_{jv} \varepsilon_{tjv}^2$$

— Dans le dispositif en blocs,

$$\text{var } Y_{t.} = \text{var } \tilde{V}_{t.} + \text{var } \tilde{W}_{t.}$$

avec (indépendance des aléatoires $\tilde{V}_{tj}$) :

$$\text{var } \tilde{V}_{t.} = \frac{1}{b^2}\sum_j \text{var } \tilde{V}_{tj} = \frac{1}{b^2 T}\sum_{jv} \varepsilon'^2_{tjv}$$

Les erreurs techniques ne sont pas affectées par le choix du dispositif : le dispositif en blocs est donc préférable au dispositif complètement randomisé ·

$$\text{var } \tilde{V}_{t.} \leqslant \text{var } V_{t.}$$

soit :

$$\frac{1}{b(T-1)}\sum_{jv} \varepsilon'_{tjv} \leqslant \frac{1}{bT-1}\sum_{jv} \varepsilon_{tjv}^2$$

L'interprétation des deux membres de l'inégalité est immédiate :

— Le membre de droite définit la variance de l'erreur parcellaire dans la population $\mathcal{P}$ (la somme des carrés est divisée par le nombre de degrés de liberté $bT-1$);

— le membre de gauche est la moyenne de la variance de l'erreur parcellaire intrablocs; en effet,

$$\frac{1}{T-1}\sum_v \varepsilon'^2_{tjv}$$

définit la variance de l'erreur parcellaire dans la sous-population $\mathcal{P}_j$, que constitue le bloc j.

Le dispositif en blocs est donc plus précis si la variabilité parcellaire dans les blocs est inférieure à la variabilité parcellaire dans la population totale, ce à quoi on pouvait évidemment s'attendre.

On peut aussi remarquer que, si les blocs étaient constitués par tirage au sort équiprobable de T parcelles dans la population $\mathcal{P}$, on aurait :

$$T\sum_j \varepsilon_{tj.}^2 = (b-1)\frac{1}{bT-1}\sum_{jv} \varepsilon_{tjv}^2$$

$$\sum_{jv} \varepsilon'^2_{tjv} = \sum_{jv} \varepsilon_{tjv}^2 - T\sum_j \varepsilon_{tj.}^2 = \left(\sum_{jv} \varepsilon_{tjv}^2\right)\left(1 - \frac{b-1}{bT-1}\right)$$

$$= \frac{b(T-1)}{bT-1}\sum_{jv} \varepsilon_{tjv}^2$$

Autrement dit, le dispositif en blocs est équivalent au dispositif complètement randomisé si les blocs sont constitués par tirage au sort, et préférable si les parcelles regroupées dans un bloc sont plus homogènes qu'un échantillon aléatoire pris dans la population $\mathcal{T}$.

Remarques

1) Pour écrire des intervalles de confiance, ou faire des tests, il est nécessaire d'avoir un estimateur de la variance; cet estimateur a moins de degrés de liberté dans le cas des blocs que dans celui du système randomisé. Il y a là une légère perte de précision dans le dispositif en blocs; mais elle intervient peu, et n'a pas d'importance en général.

2) Le dispositif en blocs permet de réduire l'erreur parcellaire, mais n'a aucun effet sur l'erreur technique. Comme tout autre dispositif, il n'a donc pas d'intérêt si l'erreur technique est beaucoup plus importante que l'erreur parcellaire : dans ce cas, c'est à la réduction de l'erreur technique qu'il faut s'attaquer.

3.3. — *Analyse d'un dispositif en blocs complets : étude de l'équivalence des traitements*

Le test le plus utilisé est celui de :

H_0 : équivalence des traitements de l'ensemble $\mathcal{T}$

contre

$\overline{H_0}$: les traitements de $\mathcal{T}$ ont des effets différents.

Les effets des traitements de $\mathcal{T}$ sont, ou l'effet moyen dans la population expérimentale $\mathcal{T}$, ou les effets spécifiques dans chaque bloc ou chaque parcelle d'un bloc. L'hypothèse H_0 se traduit donc par les conditions :

$$\forall t,\ a_t = 0 \qquad \forall t,\ \forall j,\ \theta_{tj} = 0$$
$$\forall t,\ \forall j,\ \forall v \qquad \varepsilon'_{tjv} = \eta'_{jv} \quad \text{(indépendant de } t\text{)}$$

Règle de décision

Dans le modèle classique, on admet que les aléatoires Y_{tj} sont indépendantes et ont, sous l'hypothèse H_0 des lois normales $N(m_{..} + \beta_j, \gamma)$.

Dans ces conditions, la statistique :

$$F = \frac{\sum_t b(Y_{t.} - Y_{..})^2 . /(T - 1)}{\sum_{tj} (Y_{tj} - Y_{t.} - Y_{.j} + Y_{..})^2 /(b - 1)\,(T - 1)}$$

a, sous l'hypothèse H_0, une loi de Fisher Snedecor à $T - 1$ et $(b - 1)\,(T - 1)$ degrés de liberté.

Le rejet de l'hypothèse H_0 sera donc décidé au niveau p si les résultats obtenus (y_{tj}) sont tels que :

$$\frac{\sum_t b(y_{t.} - y_{..})^2 /(T - 1)}{\sum_{tj} (y_{tj} - y_{t.} - y_{.j} + y_{..})^2 /(b - 1)\,(T - 1)} \geqslant f(T - 1,\ (b - 1)\,(T - 1);\ p)$$

le nombre $f(T - 1, (b - 1)(T - 1); p)$ étant lu dans les tables numériques.

Test de permutation

Comme au paragraphe 2.4, nous pouvons faire la construction d'un test sans aucune hypothèse. En effet, sous l'hypothèse H_0, pour tout j, l'attribution du résultat y_{tj} au traitement t est une conséquence directe du choix aléatoire de la parcelle v du bloc affectée à ce traitement; un choix différent pour le bloc j se traduit par une permutation des T valeurs y_{tj} et est aussi probable que l'ensemble des valeurs initiales sous l'hypothèse H_0. Nous considérerons donc comme également probables les $(T!)^b$ permutations de l'ensemble des y_{tj} obtenues en faisant pour tout j une permutation arbitraire des y_{tj}; la distribution de probabilité ainsi obtenue ne fait appel à aucune hypothèse.

Pour cette distribution de probabilité, on peut obtenir la loi de toute statistique et en particulier de :

$$F = (b-1)\frac{\sum_t b(Y_{t.} - Y_{..})^2}{\sum_{tj} (Y_{tj} - Y_{t.} - Y_{.j} + Y_{..})^2} = (b-1)\frac{\sum_t b(Y_{t.} - Y_{..})^2}{\sum_{tj} (Y_{tj} - Y_{.j})^2 - \sum_t b(Y_{t.} - Y_{..})^2}$$

qui est une fonction homographique de

$$Q = \sum_t b(Y_{t.} - Y_{..})^2$$

puisque les permutations utilisées laissent invariante la somme :

$$\sum_{tj} (y_{tj} - y_{.j})^2 = \sum_{tj} y_{tj}^2 - t \sum_j y_{.j}$$

La loi de la statistique F obtenue à partir des permutations diffère peu de la loi classique de Fisher Snedecor si la taille des blocs n'est pas trop petite. Pour éviter des calculs pénibles, *on peut donc, avec une bonne approximation, prendre pour valeur limite de F le nombre lu dans la table de* Fisher Snedecor. Les remarques explicatives faites à propos du résultat analogue dans le cas d'un dispositif complètement randomisé restent valables ici, de même que les conséquences pratiques du § 2.5.

Dans toute la suite du paragraphe, nous utiliserons le modèle classique qui nous fournit au moins une approximation indicative des résultats exacts :

$$\begin{cases} Y_{tj} = m_{..} + a_t + \beta_j + \theta_{tj} + Z_{tj} \\ \text{Les aléatoires } Z_{tj} \text{ sont indépendantes et ont toutes même loi } N(0, \gamma). \end{cases}$$

Estimation des effets des traitements et de la variance

— Un estimateur bien centré de l'effet a_t est l'aléatoire

$$Y_{t.} - Y_{..}$$

qui a une loi normale de variance $\frac{\gamma}{b}\frac{T-1}{T}$.

— Un estimateur bien centré du contraste $\sum_t c_t a_t$ (par définition d'un contraste, $\sum_t c_t = 0$) est l'aléatoire :

$$\sum_t c_t Y_{t.}$$

qui a une loi normale de variance $\frac{\gamma}{b}\sum c_t^2$

— L'estimateur classique de γ est l'aléatoire :

$$\Gamma = \frac{1}{(b-1)(T-1)} \sum_{tj} (Y_t - Y_{t.} - Y_{.j} + Y_{..})^2$$

Cet estimateur est bien centré si l'interaction blocs traitements est nulle, et, dans ce cas,

$$(b-1)(T-1)\,\Gamma/\gamma$$

a une loi χ^2 à $(b-1)(T-1)$ degrés de liberté.

Mais s'il y a interaction blocs traitements

$$E(\Gamma) = \gamma + \frac{\sum_{tj} \theta_{tj}^2}{(b-1)(T-1)}$$

et la variance est surestimée. Dans ce cas, la loi de

$$(b-1)(T-1)\,\Gamma/\gamma$$

est une loi χ'^2 à $(b-1)(T-1)$ degrés de liberté, de paramètre

$$\frac{\sum \theta_{tj}^2}{(b-1)(T-1)\gamma}$$

Puissance du test

1) En l'absence d'interaction bloc-traitement ($\forall t, \forall j, \theta_{tj} = 0$), (cette situation se rencontre fréquemment lorsque les unités sont des parcelles d'un même champ expérimental), le dénominateur de la statistique F a même loi que les effets moyens a_t des traitements soient nuls ou non; la loi du numérateur dépend des effets a_t par l'intermédiaire du seul paramètre :

$$\lambda = \frac{b \sum_t a_t^2}{\gamma}$$

et il en est de même pour la loi de F (loi de Fisher Snedecor à T-1, $(b-1)$ $(T-1)$ degrés de liberté de paramètre λ).

La probabilité que la variable F dépasse une valeur donnée (en particulier la probabilité de rejeter H_0) est une fonction de $T-1$, $(b-1)$ $(T-1)$ et λ; cette fonction, la puissance du test, peut être obtenue en approchant la loi exacte par la loi approchée; on utilise éventuellement des abaques si le niveau du test a été fixé à 5 p. 100 ou 1 p. 100.

2) En présence d'une interaction bloc-traitement, cette situation est beaucoup moins favorable que la précédente; en effet, le dénominateur croît en probabilité avec le paramètre

$$\omega = \frac{\sum_j \theta_{tj}^2}{\gamma}$$

(la probabilité que le dénominateur dépasse une valeur donnée est une fonction croissante de ω).

La probabilité que la statistique F dépasse une valeur donnée (en particulier

la probabilité de rejeter H_0) est une fonction croissante de λ et décroissante de ω. L'existence d'une forte interaction bloc-traitement affaiblit la puissance du test et peut donc masquer l'existence d'effets moyens des traitements.

Il y a donc un risque important de conclure à l'absence d'effets des traitements, alors que ces traitements ont à la fois :

— des effets moyens dans la population;

— des effets spécifiques dans chaque bloc.

L'étude de l'interaction bloc-traitement ne peut donc être négligée si on n'a pas de fortes raisons *a priori* de penser que cette interaction est négligeable. En particulier si les statistiques F utilisées pour étudier les effets des traitements ou les effets des blocs sont anormalement petites, on doit envisager l'existence d'une forte interaction blocs-traitements et en faire l'étude.

3.4. — *Les dispositifs en blocs incomplets*

Si le nombre T des traitements est grand, il est difficile d'obtenir des blocs complets dont l'hétérogénéité interne soit faible : entre les T unités composant un bloc, il y aura toujours des différences importantes. Pour réduire l'erreur parcellaire, il est nécessaire de prendre des blocs contenant moins de T unités, chaque bloc ne recevant donc pas tous les traitements.

Nous supposerons toujours que *les blocs considérés ont tous même taille k;* sinon il est difficile de faire une randomisation satisfaisante; nous considérerons en outre que $k < T$.

Nous désignerons par $\mathcal{B}_1, \ldots, \mathcal{B}_b$ les blocs de k unités expérimentales et par $\mathcal{T}_1, \ldots \mathcal{T}_b$ les blocs de traitements; chaque bloc $\mathcal{T}_j$ est un sous-ensemble de k traitements appliqués à un même bloc d'unités.

Le choix de $\mathcal{B}_1, \ldots, \mathcal{B}_b$ dépend du matériel expérimental et nous renvoyons aux exemples du paragraphe 3.1.

Le choix de $\mathcal{T}_1, \ldots, \mathcal{T}_b$ dépend de l'importance relative attachée aux traitements et de l'intérêt porté aux diverses comparaisons possibles entre ces traitements.

Nous admettons ici que ces choix ont été faits.

Randomisation

Pour que l'estimation de l'effet d'un traitement ne soit pas biaisée, il est nécessaire que la probabilité qu'une parcelle reçoive ce traitement soit la même pour toutes les parcelles (cette condition est satisfaite dans les dispositifs complètement randomisés et dans les dispositifs en blocs complets).

Affecter le bloc de traitements $\mathcal{T}_1$ à un bloc d'unités particulier, $\mathcal{B}_1$, par exemple contreviendrait à cette règle : la probabilité qu'une unité de $\mathcal{B}_1$ reçoive un traitement n'appartenant pas à $\mathcal{T}_1$ (il y en a puisque $k < T$) est nulle.

Il faut donc effectuer une double randomisation :

— le bloc d'unités affecté au bloc de traitements $\mathcal{T}_j$ est tiré au sort, la probabilité attribuée à chaque bloc $\mathcal{B}_l$ étant la même, soit $1/b$;

— dans le bloc $\mathcal{B}_l$ affecté au bloc $\mathcal{T}_j$, les unités affectées à chacun des traitements de $\mathcal{T}_j$ seront elles aussi déterminées par tirage au sort équiprobable.

Seules les expériences mises en place de cette façon sont justiciables de l'étude statistique qui suit.

Modèle statistique

Nous considérerons ici le cas où tout traitement figure une fois au plus dans chaque bloc. En admettant que dans chaque bloc, les unités sont attribuées par tirage au sort équiprobable, on peut écrire que le résultat du traitement t dans le bloc $\mathcal{B}_l$ est, comme pour le dispositif en blocs complets, la valeur de l'aléatoire

$$X_{tl} = m_{..} + a_t + \beta_l + \theta_{tl} + E_{tl}$$

où

$$E_{tl} = \tilde{V}_{tl} + \tilde{W}_{tl}$$

regroupe l'erreur parcellaire et l'erreur technique.

Si les blocs $\mathcal{B}_l$ attribués aux blocs de traitements $\mathcal{T}_j$ avaient été choisis arbitrairement, la moyenne des résultats du traitements t aurait pour espérance :

$$m_{..} + a_t + \frac{1}{n_t} \sum_{l \in \mathfrak{L}} (\beta_l + \theta_{tl})$$

(n_t est le nombre des blocs $\mathcal{B}_l$ où figure le traitement t et $\mathfrak{L}$, l'ensemble des indices l de ces blocs).

Cette moyenne est un estimateur biaisé de $m_{..} + a_t$ parce que, si la somme totale des paramètres $\beta_l + \theta_{tl}$ est nulle, il n'en est pas de même de la somme partielle relation au sous-ensemble.

On retrouve ainsi la nécessité d'attribuer par tirage au sort équiprobable les blocs d'unités $\mathcal{B}_l$ aux blocs de traitements $\mathcal{T}_j$ et on notera D_{jl}, l'aléatoire égale à 1 si $\mathcal{B}_l$ a été affecté à $\mathcal{T}_j$ et à 0 sinon.

Dans ces conditions, le résultat du traitement t dans le j^e bloc (en admettant que t est un élément de $\mathcal{T}_j$) est la valeur de l'aléatoire :

$$\begin{aligned} Y_{tj} &= \sum_l D_{jl} X_{tl} \\ &= m_{..} + a_t + B_j + S_{tj} \end{aligned}$$

L'effet bloc

$$B_j = \sum_l D_{jl} \beta_l$$

est une aléatoire associée au tirage au sort du bloc d'unités $\mathcal{B}_l$ associée à $\mathcal{T}_j$.

L'erreur

$$\begin{aligned} S_{tj} &= \sum_l D_{jl} \theta_{tl} + \sum_l D_{jl} (\tilde{V}_{tl} + \tilde{W}_{tl}) \\ &= U_{tj} + Z_{tj} \end{aligned}$$

se réduit au second terme Z_{tj} en l'absence d'interaction blocs-traitements; elle est alors de même nature que dans un dispositif en blocs complets (la seule différence est que l'erreur parcellaire intrablocs peut être davantage réduite).

En présence d'une interaction bloc-traitement, s'ajoute à l'erreur parcellaire et à l'erreur technique une interaction aléatoire :

$$U_{tj} = \sum_l D_{jl} \theta_{tl}$$

indépendante de Z_{tj} qui augmente la variance de l'erreur. Comme dans les dispositif en blocs complets, l'interaction diminue la précision des résultats.

Une étude analogue à celle du § 3.2 permet de montrer que, en l'abscence d'interaction bloc-traitement, *le modèle classique donne une bonne approximation* des résultats obtenus par l'étude des permutations; nous utiliserons donc ce modèle dans la suite de l'étude et poserons :

$$\begin{cases} Y_{tj} = m_{..} + a_t + B_j + Z_{tj} \\ \text{Les aléatoires } B_j \text{ de loi } N(O, \gamma_B) \text{ et } Z_{tj} \text{ de loi } N(0, \gamma) \text{ sont toutes indépendantes.} \end{cases}$$

Étude intrablocs

Dans une première étude, on élimine les effets blocs B_j, par exemple en ne considérant que les différences

$$Y_{tj} - Y_{.j}$$

entre un résultat et la moyenne des résultats du bloc (on compare entre eux les résultats d'un même bloc). Pour cette étude, on peut prendre le modèle obtenu en remplaçant l'aléatoire B_j par un paramètre fixe β_j, ce qui permet d'utiliser la théorie classique du modèle linéaire.

Information interblocs

L'étude précédente peut être complétée par l'analyse des moyennes de blocs $Y_{.j}$ en effet :

$$Y_{.j} = m_{..} + \frac{1}{k} \sum_{t \in \mathcal{C}_j} a_t + B_j + \frac{1}{k} \sum_{t \in \mathcal{C}_j} Z_{tj}$$

les aléatoires résiduelles :

$$B_j + \frac{1}{k} \sum_{t \in \mathcal{C}_j} Z_{tj}$$

étant indépendantes et ayant même loi $N(O, \gamma_B + \frac{1}{k}\gamma)$.

Mais l'information supplémentaire ainsi obtenue est peu importante car γ_B, variance interblocs, est en général grande par rapport à la variance parcellaire intrablocs (au moins dans le cas où les blocs ont été bien choisis).

3.5. — *Blocs incomplets équilibrés - Efficacité*

Si on attache la même importance à tous les traitements et à toutes les comparaisons entre traitements, le meilleur dispositif en blocs incomplets est le système équilibré; ce dispositif satisfait aux conditions suivantes :

— chaque traitement est répété le même nombre de fois, soit r;

— chaque paire de traitements se retrouve le même nombre de fois, soit λ, dans un même bloc.

Un dispositif en blocs incomplets équilibrés est donc caractérisé par les entiers b, T, k, r et λ. Ces nombres satisfont aux relations :

$$bk = r\mathrm{T} \qquad r(k - 1) = \lambda(\mathrm{T} - 1)$$

La construction d'un dispositif correspondant à des valeurs b, T, k, r, λ données n'est pas toujours possible et, lorsqu'elle est possible, n'est pas immédiate. Aussi est-il plus simple d'utiliser un catalogue de tels dispositifs (voir, par exemple, « *Statistical tables for biological, agricultural and medical research* », FISHER and YATES), et de choisir dans ce catalogue le dispositif le mieux adapté à l'expérience envisagée.

Analyse intrablocs

Le modèle est celui qui a été défini au § 3.4

$$\begin{cases} Y_{tj} = m_{..} + a_t + B_j + Z_{tj} \\ \text{Les aléatoires } B_j \text{ de loi } N(O, \gamma_B) \text{ et } Z_{tj} \text{ de loi } N(O, \gamma) \text{ sont toutes indépendantes.} \end{cases}$$

Sous ces hypothèses :

— un estimateur bien centré de a_t est

$$A_t = \frac{k}{\lambda \mathrm{T}} (Y_{t.} - M_t)$$

où M_t est la moyenne des résultats des blocs $\mathcal{C}_j$ où figure le traitement t, soit en désignant par J_t l'ensemble des j tels que t appartienne à $\mathcal{C}_j$:

$$M_t = \frac{1}{k} \sum_{j \in J_t} \sum_{i \in \mathcal{C}_j} Y_{ij}$$

Cet estimateur a une loi normale de variance :

$$\frac{k}{\lambda \mathrm{T}} \left(1 - \frac{1}{\mathrm{T}}\right) \gamma$$

— un estimateur bien centré du contraste $\sum_t c_t a_t$ (par définition d'un contraste $\sum_t c_t = 0$) est :

$$\sum c_t A_t$$

Cet estimateur a une loi normale de variance :

$$\frac{k}{\lambda \mathrm{T}} \left(\sum_t c_t^2\right) \gamma$$

— un estimateur bien centré de la variance γ est :

$$\Gamma = \frac{1}{r\mathrm{T} - \mathrm{T} - b + 1} \left[\sum_{tj} Y_{tj}^2 - \frac{1}{k} \sum_j Y_{0j}^2 - \frac{\lambda \mathrm{T}}{k} \sum_t A_t^2\right]$$

et la loi de :

$$(r\mathrm{T} - \mathrm{T} - b + 1)\ \Gamma / \gamma$$

est une loi de χ^2 à $r\mathrm{T} - \mathrm{T} - b + 1$ degrés de liberté.

— l'hypothèse que les traitements sont équivalents (soit encore $a_t = 0$ pour tout t) opposée à sa négation est rejetée au niveau p si :

$$\frac{\frac{\lambda T}{k}\left(\sum_t \hat{a}_t^2\right)}{(T-1)\hat{\gamma}} \geqslant f(T-1,\ rT-T-b+1;\ p)$$

où $\hat{a}_t$ et $\hat{\gamma}$ sont les valeurs numériques prises dans l'expérience par A_t et Γ (les estimations de a_t et γ) et $f\ (T-1,\ rT-T-b+1;\ b)$, la valeur lue dans la table de FISHER SNEDECOR relative à la probabilité p pour $T-1$ et $rT-T-b+1$ degrés de liberté.

Remarque

On notera que tous les estimateurs A_t ont la même variance (la même précision) et que la variance de l'estimateur $\sum_t c_t a_t$ d'un contraste ne dépend que de $\sum_t c_t^2$ et ne change pas, en particulier si on permute les cœfficients c_t. Ces résultats signifient que toutes les comparaisons de même type entre traitements, par exemple toutes les comparaisons deux à deux, sont obtenues avec la même précision.

Efficacité d'un dispositif en blocs incomplets équilibrés

Dans un dispositif r en blocs complets, la variance de l'estimateur du contraste $\sum_t c_t a_t$ est

$$\frac{1}{r}\left(\sum_t c_t^2\right)\gamma_0$$

où γ_0 est la variance de l'aléatoire résiduelle Z_{tj} (voir modèle du § 3.2).

Le rapport des variances des estimateurs dans un dispositif en blocs complets et dans un dispositif en blocs incomplets équilibrés ayant le même nombre total de résultats est donc :

$$\frac{\frac{1}{r}\gamma_0}{\frac{k}{\lambda T}\gamma} = \frac{\lambda T}{rk}\frac{\gamma_0}{\gamma} = \frac{k-1}{k}\frac{T}{T-1}\frac{\gamma_0}{\gamma}$$

L'efficacité du dispositif en blocs incomplets équilibrés est par définition le rapport :

$$\varepsilon = \frac{k-1}{k}\frac{T}{T-1}$$

c'est-à-dire le rapport des variances des estimateurs d'un même contraste dans le cas où γ et γ_0 sont égaux.

Ce rapport est toujours inférieur à 1 :

$$k < T \Rightarrow 1 - \frac{1}{k} < 1 - \frac{1}{T} \Rightarrow \varepsilon < 1$$

Mais pratiquement, le rapport intéressant n'est pas $\mathcal{E}$, mais bien plutôt :

$$\mathcal{E}\frac{\gamma_0}{\gamma}$$

et le rapport $\frac{\gamma}{\gamma_0}$ est en général inférieur à 1 (la réduction de la taille des blocs permet d'obtenir une plus grande homogénéité de ces blocs et donc une plus grande réduction de la variance de l'erreur parcellaire).

L'intérêt réel du calcul de $\mathcal{E}$ est donc le suivant : la valeur de $\mathcal{E}$ indique le seuil de réduction au-dessous duquel le dispositif en blocs incomplets équilibrés est plus précis que le dispositif en blocs complets; il aide donc l'expérimentateur à faire son choix.

De même, la comparaison de deux dispositifs en blocs incomplets équilibrés se fera en comparant le rapport de leurs efficacité à la prévision qu'on peut faire du rapport des variances résiduelles correspondantes.

Remarque

La notion d'efficacité peut être généralisée à un système en blocs incomplets quelconques; mais dans ce cas, le rapport des variances de l'estimateur d'un contraste dans le dispositif étudié et dans un dispositif en blocs complets n'est plus une constante. On peut alors, soit étudier l'efficacité pour quelques contrastes intéressants, soit définir une efficacité moyenne, par exemple, sur l'ensemble des comparaisons deux à deux.

3.6. — *Étude de l'interaction dans un système en blocs incomplets*

... Pour étudier l'interaction dans des blocs incomplets, il peut être avantageux de prévoir dans chaque bloc quelques répétitions; en effet, la différence de deux unités d'un même bloc ayant subi le même traitement ne dépend que de la différence des aléatoires Z correspondantes, c'est-à-dire, ne fait intervenir que les erreurs parcellaires et techniques.

3.7. — *Analyse de covariance*

Avant la mise en place d'un dispositif, l'expérimentateur doit définir les facteurs parasites de variation et réunir les données qu'il possède sur les unités expérimentales. C'est à partir de ces informations que les unités seront classées en blocs plus homogènes.

Mais, au moins les données quantitatives peuvent être introduites directement dans le modèle pour « corriger » les résultats obtenus : le but est d'évaluer ainsi les résultats correspondant à un matériel standardisé et à des conditions expérimentales constantes. Enfin dans certains cas, il aura intérêt à combiner les deux procédés : classer les unités en blocs en utilisant certains critères et introduire d'autres données directement dans le modèle comme éléments de correction du résultat. Les données quantitatives ainsi utilisées seront appelées « covariables ».

Exemples

— Dans la comparaison des résultats de diverses variétés chez plusieurs exportants, la date de semis est un facteur de correction important.

— Dans l'étude de la croissance des animaux, le poids initial est aussi un élément de correction; on pourra dans ce cas constituer des blocs de demi-frères et introduire dans le modèle le poids initial.

— Si des parcelles expérimentales ont reçu préalablement au début de l'expérience des traitements différents, par exemple des doses d'engrais différentes, la dose apportée l'année précédente sera introduite dans le modèle (on pourrait aussi utiliser les résultats d'analyse du sol).

Reçu pour publication en août 1980.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 377-398.

Recherche et évaluation des composantes d'une résistance polygénique : la résistance du Piment à *Phytophthora capsici*

E. POCHARD et Anne-Marie DAUBEZE

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
Domaine Saint-Maurice, 84140 Monfavet

Résumé

Considérant à la fois les effets liés au génotype du Piment, au conditionnement de la plante par divers facteurs internes et externes et, enfin, à la nature des souches de *Phytophthora*, il est possible de mettre en évidence l'existence d'au moins trois processus distincts intervenant dans la relation hôte-agent pathogène.

Le comportement d'un génotype de Piment (que nous désignerons par le terme de « vulnérabilité ») semble résulter de la superposition d'effets tendant à accroître la vitesse de pénétration du champignon, et d'autres tendant à la diminuer au niveau de chacun de ces processus.

Pour caractériser la vulnérabilité d'une lignée donnée, on peut évaluer successivement : la réceptivité des tissus de la tige, l'inductibilité de la résistance et, enfin, la stabilité de la résistance (au sens physiologique du terme).

Grâce à cette évaluation analytique (et non plus globale comme auparavant) on peut montrer que la lignée intermédiaire « Phyo 636 », qui est à la base de la plupart des variétés résistantes actuellement commercialisées en France, ne possède pas tous les éléments favorables contenus dans le géniteur d'origine « PM 217 ». Si l'inductibilité de la résistance semble aussi bonne, la réceptivité des tissus de la tige paraît plus grande et la stabilité s'avère plus faible, ce qui rend les plantes plus vulnérables lorqu'elles sont soumises à des doses massives d'inoculum ou confrontées à des souches très agressives. On montre aussi qu'il est possible d'obtenir des transgressions dans la stabilité de la résistance par croisement à divers matériels sensibles (révélation de gènes modificateurs utiles grâce à des tests appropriés).

Introduction

Les observations accumulées depuis une dizaine d'années dans les conditions naturelles d'infection comme dans de multiples tests artificiels font clairement apparaître le caractère partiel et conditionnel de la résistance à *Phytophthora capsici* portée par le géniteur « PM 217 » issu par autofécondations successives

du matériel « PI 201.234 » de KIMBLE et GROGAN (1960). Ce géniteur demeure pourtant, d'après nos observations, la meilleure source actuellement identifiée au sein du genre *Capsicum*. Il appartient à l'espèce *C. annuum* et il a été utilisé intensivement pour l'incorporation des propriétés de résistance à quelques variétés de grande valeur agronomique mais très sensibles au flétrissement dû à *P. capsici*. Les lignées de type « poivron » obtenues après un certain nombre de recroisements (rarement moins de huit entrecoupés d'autofécondations nécessitées par le caractère récessif de certains éléments de la résistance) montrent des propriétés très diverses quand on les inocule par différentes méthodes et avec des isolats variés. Pour franchir une nouvelle étape de sélection, il est donc nécessaire de faire le point.

La première étape consistera à mettre au point des méthodes d'évaluation et de classement des lignées existantes. Cela nous permettra de savoir si l'on a conservé la totalité des propriétés utiles contenues dans le géniteur d'origine « PM 217 ». A plus longue échéance, deux questions majeures apparaissent : peut-on déceler une évolution des propriétés de virulence du champignon lorsqu'il se trouve mis en présence de variétés résistantes? Peut-on compenser les insuffisances de « PM 217 » par des propriétés utiles et complémentaires contenues dans d'autres génotypes de *Capsicum*? Ces deux derniers points ne seront pas abordés dans ce travail.

Pour discerner et évaluer les éléments, certainement nombreux et complexes, qui interviennent dans la résistance deux approches sont possibles.

— La première consisterait à déceler des discontinuités dans la variabilité de l'hôte comme de l'agent pathogène. Cette méthode est utilisée avec succès sur le couple Soja-*Phytophthora megasperma* var. *sojae* (HAAAS et BUZZELL, 1976; WARD *et al.*, 1979). Elle permet de définir sans ambiguité un certain nombre de races physiologiques (actuellement 6) et de classer les variétés en groupes homogènes.

Il n'en va pas de même dans le cas du Piment et de *Phytophthora capsici*. Nous savons que l'agent pathogène présente un spectre continu de variabilité (CLERJEAU *et al.*, 1976). Malgré de nombreuses tentatives effectuées sur diverses générations, il n'a pas été possible de déceler l'action de gènes majeurs dans la descendance de croisements entre « PM 217 » et diverses variétés sensibles (données non publiées). Il est peut-être intéressant de signaler que beaucoup de temps a été perdu en voulant transposer sans succès les méthodes de l'analyse mendélienne qui conviennent aux résistances mono- ou oligogéniques.

La seconde méthode, celle qui a été retenue, ne cherche pas à plaquer artificiellement un modèle préexistant. Elle considère que l'on a affaire à un continuum à plusieurs dimensions. Il s'agit de révéler les principales composantes de la résistance en déplaçant systématiquement le cadre de référence. Ainsi on fera varier l'âge de la plante, le lieu de la contamination, ou encore certains éléments du milieu (température, contraintes hydriques). Enfin on utilisera des souches de champignons d'agressivité croissante.

A la base de cette méthode d'analyse, se trouve un test quantitatif (POCHARD et CHAMBONNET, 1971) déjà largement utilisé dans des études antérieures. Il permet de suivre, pendant une longue période (pouvant atteindre trois semaines) la vitesse de progression de la nécrose de la tige induite par le champignon. Dans un premier temps, on comparera les réactions d'un ou deux couples partiellement isogéniques sauf pour la résistance. Par la suite, on introduira d'autres génotypes.

Le but final de l'étude entreprise est de décomposer la relation hôte-parasite en éléments plus simples sur lesquels la sélection pourrait porter plus efficacement.

Matériel et méthodes

1. — *Matériel végétal*

Deux couples partiellement isogéniques sauf pour la résistance à *Phytopthora* sont utilisés pour l'étude de l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la relation plante-agent pathogène. Le couple « Yolo Wonder »-« Phyo 636 » (respectivement sensible et partiellement résistant à *Phytophthora capsici*) est le plus utilisé. Son origine a été précédemment décrite (POCHARD *et al.*, 1976).

Le second couple est composé des lignées « Clairon » et « Fidelio ». Cette dernière résulte du croisement de « Phyo 636 » par la lignée sensible « Clairon » (3 croisements successifs suivis de 3 autofécondations).

A ce matériel s'ajoutent le géniteur original « PM 217 », tiré de la population « PI 201 234 » de KIMBLE et GROGAN (1960) ainsi qu'un ensemble de lignées issues de « Phyo 636 » par recroisement à diverses variétés sensibles dont « Yolo Wonder » et « B 107 ».

Avant l'inoculation, les plantes sont élevées en serre, hors de la période de plein été, suivant un protocole déjà décrit. Le stade de l'inoculation se situe un peu avant la floraison, sauf exceptions notées dans le texte.

Dans l'un des essais la tige a été coupée, effeuillée et placée en survie dans un tube à essai en présence d'eau pure. Dans un autre essai, on a prélevé des rameaux sur des plantes adultes en pleine production suivant la technique décrite par POCHARD et PITRAT (1979).

2. — *Matériel cryptogamique*

Les isolats utilisés ont tous été décrits par CLERJEAU *et al.*, (1976) à l'exception de l'isolat 197, plus récemment prélevé sur une variété partiellement résistante. Ces isolats sont maintenus en culture pure sur milieu synthétique « L ». Leur pouvoir pathogène est très stable, sauf évènement génétique imprévu pouvant survenir de temps à autre (ce cas s'est produit pour l'isolat 71 qui a dû être abandonné).

Les isolats stabilisés sont cités dans le texte en tant que « souches ». Les plus utilisés sont les numéros 101 (très bon inducteur de résistance), 15 (bon inducteur), 107 (extrêmement agressif sur les plantes sensibles); 71 et 197 (faiblement inducteurs de résistance).

3. — *Méthodes d'inoculation et de notation*

Tous les essais sont conduits en chambre de culture à la température de 22 °C ± 2 (sauf exception notée dans le texte); 12 h d'éclairement par tubes luminescents et lampes à filaments donnant environ 50 $W.m^{-2}$. Les essais comportent la contamination de tiges par apport d'un disque de culture pure de champignon ne contenant que des hyphes sur une section fraîche suivant le protocole décrit antérieurement (POCHARD *et al.*, 1976).

La variable étudiée est la longueur de la nécrose externe après un délai d'incubation pouvant aller de 2 à 21 jours. Pour les estimations de la vitesse de progression de la nécrose, les mesures sont effectuées deux fois par semaine et la vitesse

moyenne pendant la période de 3 à 4 jours est rapportée au dernier jour de cette période. Le nombre de plantes observées par combinaison de traitements est généralement de 10 parfois réduit à 5 ou 6 si le nombre de ces combinaisons est important, pour des raisons de place disponible dans les chambres de culture. Le dispositif expérimental est généralement en « split plot », l'effet principal étant toujours l'effet variété; les parcelles élémentaires comportent alors une seule plante. Si les conditions d'élevage des plantes avant inoculation jouent un grand rôle dans le résultat final, on ne note pas d'effets important lié à la position des plantes dans la chambre de culture.

Résultats

1. — *Utilité et limites de la notion de vulnérabilité*

Lorsqu'il s'agit d'étudier une résistance monogénique, il n'y a généralement pas de difficulté à identifier chacun des deux états possibles : l'état sensible et l'état résistant. Les plantes douteuses peuvent toujours être inoculées une seconde fois ou éliminées de l'analyse. On peut d'ailleurs remarquer qu'un seul terme suffirait pour décrire cette alternative : sensible /non sensible, ou indifféremment : résistant /non résistant.

Lorsqu'il s'agit au contraire de décrire une situation où la continuité est la règle, l'emploi des termes usuels présente une ambiguité certaine. Un génotype paraissant résistant à tel âge ou dans tel milieu deviendra sensible dans d'autres : des effets de seuil peuvent apparaître. Le plus souvent on sera dans une situation intermédiaire entre résistance et sensibilité et il faudra avoir recours à des critères quantitatifs. Nous nous proposons d'utiliser le terme « vulnérabilité », moins chargé d'*a priori* pour caractériser le comportement d'un génotype donné dans une situation définie. Sur un ensemble de confrontations, on pourra, grâce à des tests quantitatifs éprouvés, révéler les effets additifs et les effets d'interaction, et mesurer le poids relatif de chacun d'eux (Rives, 1979).

Mais il faut encore aller plus loin et faire intervenir un élément dynamique dans la relation hôte-agent pathogène. Dans le cas que nous étudions, la vitesse de progression de la nécrose est changeante au cours du temps : la vulnérabilité varie au cours du développement de l'infection. La comparaison de nombreux génotypes, but final de nos recherches, n'est possible qu'à des moments précis de la relation, jugés représentatifs de telle ou telle propriété.

Nous verrons tout d'abord que la vulnérabilité apparente semble résulter de l'action conjuguée de facteurs agissant en sens opposé, les uns tendant à augmenter la sensibilité, d'autres accroissant la résistance. L'un ou l'autre peut l'emporter pendant un temps, puis un état d'équilibre s'instaure, durable ou non.

Dans une seconde étape, nous essaierons de révéler les effets qui se manifestent de façon parallèle chez les deux partenaires d'un couple isogénique résistant sensible (R-S). Ainsi pourra se concrétiser la notion de réceptivité des tissus de la plante, modulée par les facteurs du milieu mais indépendante de la présence éventuelle de gènes de résistance.

Dans un troisième temps, nous analyserons les réactions propres au seul partenaire résistant (R).

Les connaissances ainsi acquises permettront enfin d'évaluer les éléments de la vulnérabilité de quelques génotypes et de constater que certains éléments

utiles ont bien été perdus au cours des recroisements successifs. Il nous restera à faire quelques propositions pour essayer de revenir au niveau d'efficacité du géniteur d'origine et, si possible, tenter d'aller plus loin.

a) *Existence probable, chez le champignon, d'inducteurs agissant en sens opposé*

P. capsici possède les outils biochimiques qui lui permettent d'envahir les tissus de n'importe quel génotype de Piment, avec plus ou moins de facilité suivant la nature de ces tissus et en fonction des souches employées (CLERJEAU *et al.*, 1976). Par ailleurs, nous avons montré (POCHARD *et al.*, 1976) que la résistance proprement dite était un phénomène induit et non préexistant à l'infection. Le ralentissement de la vitesse de progression du champignon, caractéristique du seul partenaire R d'un couple R-S, semble bien dû à l'action d'inducteurs ou éliciteurs de résistance auxquels R répondrait beaucoup plus nettement, en particulier par la formation de capsidiol (MOLOT *et al.*, 1976, 1977).

Les données précédemment publiées par CLERJEAU, PITRAT et NOURRISSEAU (1976) concernant 23 isolats de *P. capsici* appliqués au couple « Yolo-Wonder » — « Phyo 636 » montrent qu'il existe une large indépendance dans les réponses des partenaires R et S de ce couple. Ainsi, les souches 13 et 101 donnent sur le partenaire R des lésions significativement plus courtes que les souches 96 et 112. C'est le contraire qui est vrai si l'on considère la longueur des lésions sur le partenaire S (fig. 1).

On trouvera d'autres exemples d'interaction variété-souche au tableau 1. Il s'agit alors des souches de référence les plus couramment employées. La souche 101 est celle qui permet la meilleure discrimination entre les deux partenaires (très bonne inductrice de résistance). La souche 107 est la plus agressive. Les souches 71, 73 ou 197 sont celles qui discriminent le moins bien les partenaires R et S. Dans tous les cas, le critère choisi est la longueur totale de la nécrose au bout de 7 à 10 jours environ. Au-delà de cette période, certaines plantes de « Yolo Wonder » sont déjà entièrement nécrosées en présence des souches les plus agressives.

b) *Existence d'un palier d'équilibre dans la relation entre la plante et le champignon*

Lorsque l'on porte sur un graphique non plus la longueur totale de la lésion, comme cela a été fait jusqu'à présent, mais l'évolution de la vitesse de progression de la nécrose (étroitement liée à la progression des hyphes mycéliennes, d'après MOLOT *et al.*, 1976), chez le partenaire R on voit, après une période de décroissance rapide, la vitesse s'établir à une valeur constante que nous appellerons valeur du palier. Cette valeur dépend de la nature de la souche employée (fig. 2). Ceci n'est pas particulier à la lignée « Phyo 636 ». Si on cumule les résultats observés sur 14 lignées différentes, on obtient des résultats similaires (fig. 3).

Chez le partenaire S, la vitesse commence par augmenter puis s'établit à une valeur élevée pour bientôt décroître. L'équilibre paraît moins durable mais il faut tenir compte du fait que le champignon se rapproche rapidement de la base de la plante où se trouve un gradient important (chap. 2).

Ces observations très générales et répétables nous permettent d'admettre le schéma suivant lequel la vulnérabilité apparente d'un génotype donné résulte de la superposition d'effets agissant en sens contraire. Si la vitesse de pénétration du champignon est stable pendant la période centrale de la relation, c'est qu'il

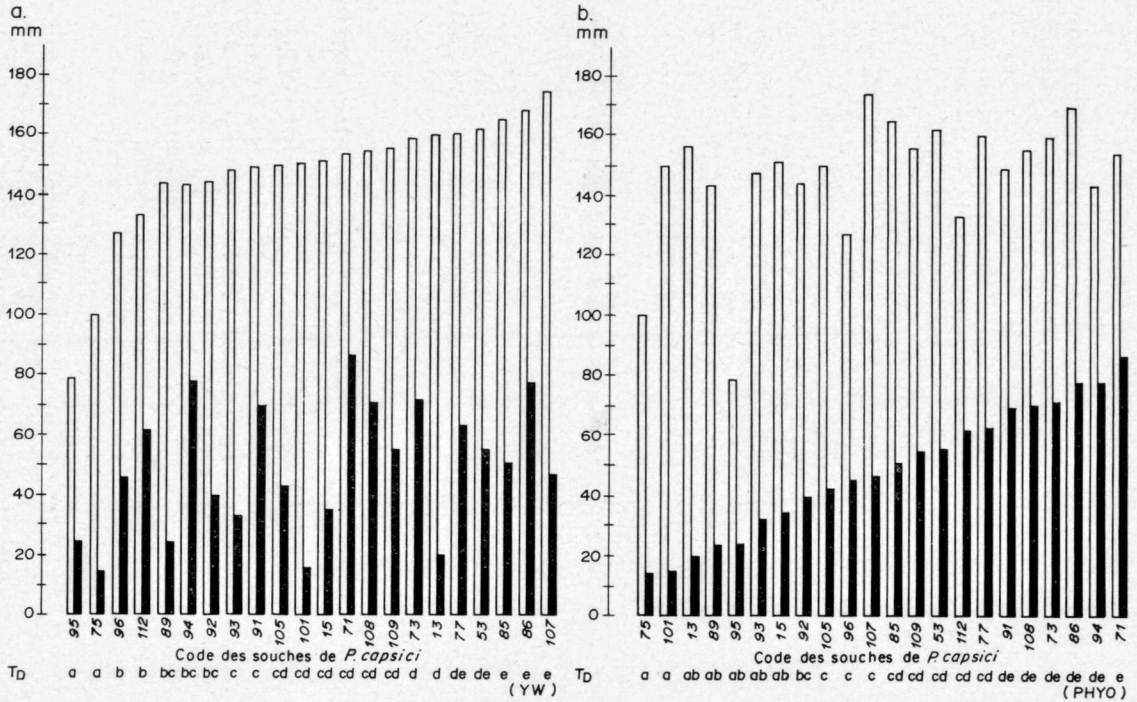


FIG. 1. — *Classement des souches de* Phytophthora capsici *par pouvoir pathogène croissant sur « Yolo Wonder » (1a) et « Phyo* 636 » (*1b*)

Longueur des lésions de la tige, 15 jours après l'inoculation :

□ : « Yolo Wonder »; ■ « Phyo 636 »

T_D : test de Duncan; les souches ne possèdant pas une lettre en commun sont différentes significativement au seuil 0,01, pour leur pouvoir pathogène. Le coefficient de corrélation des valeurs observées sur la variété sensible et sur la variété résistante est de 0,444, significatif au seuil 0,05.

(d'après les données originales fournies par CLERJEAU, PITRAT et NOURISSEAU, 1976).

TABLEAU I

Variabilité de la longueur des lésions en fonction de la souche de Phytophthora *sur le couple partiellement isogénique « Yolo Wonder » — « Phyo 636 »*

Code essai	Code souche	Valeurs observées (mm)			Analyse de variance			
		« Yolo Wonder »	« Phyo 636 »	Différence	Variances	Test F	Degré de liberté	Probabilité
1	S 101 . . .	67,6	19,0	48,6*	Ey 48,63	(V) 305,6	1 /4	< 0,001
	S 107 . . .	74,8	34,0	40,8	Ep 63,59	(S) 15,1	3 /24	< 0,001
	S 71 . . .	77,0	50,0	27,0*	Ei 56,11	(VS) 3,67	3 /24	< 0,05
	S 75 . . .	63,4	27,8	35,6	—	—	—	—
5	S 101 . . .	107,8	30,0	77,8*	Ey 42,03	(V) 1 790,0	1 /4	< 0,001
	S 107 . . .	123,4	59,6	63,8	Ep 87,09	(S) 18,7	3 /24	< 0,001
	S 71 . . .	120,2	62,8	57,4	Ei 64,56	(VS) 3,25	3 /24	< 0,05
	S 75 . . .	108,4	48,8	59,6	—	—	—	—
8	S 101 . . .	98,4	27,3	71,1*	Ey 28,74	(V) 2109,0	1 /7	< 0,001
	S 107 . . .	120,1	53,0	67,1	Ep 43,50	(S) 71,2	2 /28	< 0,001
	S 71 . . .	111,0	53,5	57,5*	Ei 35,96	(VS) 5,45	2 /28	< 0,01
12	S 101 . . .	97,5	33,4	64,1*	Ey 85,10	(V) 261,7	1 /9	< 0,001
	S 107 . . .	113,9	63,5	50,4	Ep 183,40	(S) 43,1	2 /36	< 0,001
	S 197 . . .	113,8	83,4	30,4*	Ei 134,25	(VS) 10,7	2 /36	< 0,001
14	S 101 . . .	98,4	30,1	68,3*	Ey 54,47	(V) 523,2	1 /6	< 0,001
	S 107 . . .	114,3	69,9	44,4	Ep 111,35	(S) 43,3	3 /36	< 0,001
	S 197 . . .	101,1	74,1	27,0*	Ei 82,92	(VS) 19,0	3 /36	< 0,001
	S 73 . . .	113,7	92,7	21,0*	—	—	—	—

Les longueurs des lésions sont mesurées 10 jours après l'inoculation sauf dans l'essai 1 (7 jours). Cinq à dix répétitions d'une plante; traitement principal : effet variété; traitement secondaire : effet souches.

Ey = variance de l'erreur relative à « Yolo Wonder »; E_p = variance de l'erreur relative à « Phyo- 636 »; E_i = variance de l'erreur relative à l'interaction variétés × souches; bien que les lésions soient beaucoup plus courtes, la variance est toujours plus forte chez le partenaire résistant; (V) = effet variété; (S) = effet souche; (VS) = interaction variétés × souches; partout cette interaction est significative; * écart significatif.

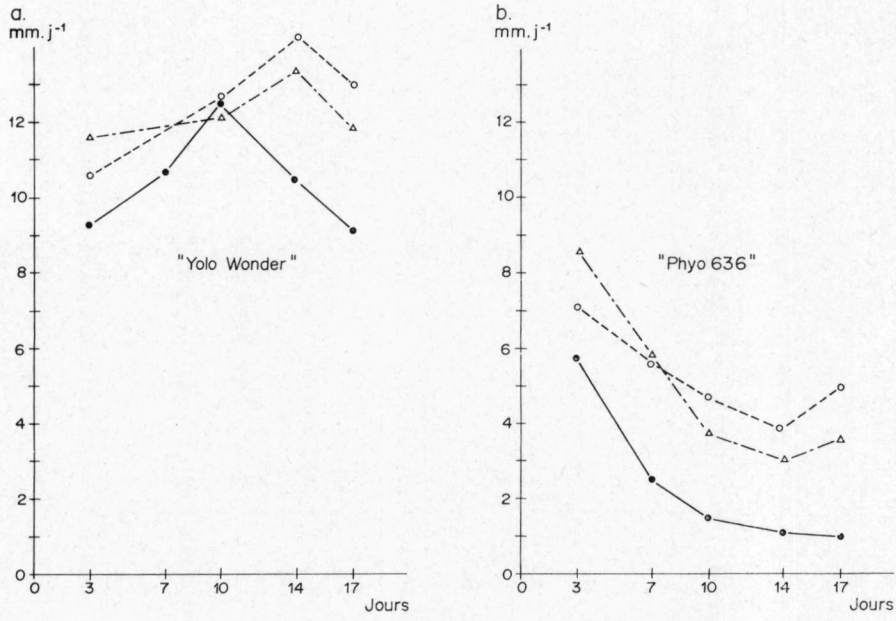


FIG. 2. — *Évolution de la vitesse de progression de la nécrose de la tige*

——●—— Souche 101
— — — ○ — — — Souche 86
— - — - △ — - — - Souche 107

s'est établi un équilibre exact entre ces deux types d'effets. Si cet équilibre disparaît, c'est que l'un des éléments a changé (c'est un cas que nous examinerons au chapitre 3).

A une vitesse de nécrose donnée (*a fortiori* à une longueur de lésion déterminée) peuvent correspondre des phénomènes différents. Ce sont justement les divers éléments en cause que nous allons nous efforcer d'expliciter.

2. — *Variation parallèle de la vulnérabilité des partenaires R et S d'un même couple isogénique*

Nous allons passer en revue quelques-uns des facteurs qui modifient de façon similaire le comportement des deux partenaires d'un couple : nous révèlerons ainsi les effets fondamentaux qui ne sont pas liées à la présence des gènes de résistance mais à un contexte plus général que l'on pourrait appeler « réceptivité des tissus de la plante ».

a) *Effet de l'âge des plantes*

Nous avons ici l'exemple type des variations parallèles recherchées. On constate que la vulnérabilité de la partie aérienne de la tige atteint un minimum aux approches de la floraison (fig. 4). Ceci est vrai aussi pour les racines et le collet

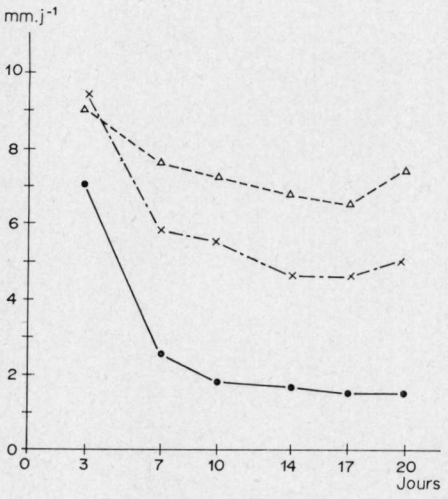


FIG. 3. — *Existence d'un palier d'équilibre dont le niveau dépend de la souche utilisée.*

——— ● ——— Souche 101
— - — - × - — - — Souche 107
— — — △ — — — Souche 197

Ensemble de 14 lignées issues de « Phyo 636 » par recroisements successifs; chaque point représente 140 mesures.

L'agressivité sur les tissus de la tige est mesurée par la vitesse apparente de l'inoculation au troisième jour (S 101 $\ll$ S 197 $<$ S 107) ($\ll$: seuil 0,01; $<$: seuil 0,05)

L'aptitude à induire la résistance peut être mesurée par le ralentissement de la nécrose entre le troisième et le septième jour; S 101 $\gg$ S 107 $\gg$ S 197 soit, respectivement 1,118; 0,913; 0,383 mm. j^{-2}

des plantes en conditions naturelles d'infection : on note une recrudescence de la mortalité, quel que soit le génotype, au début de la maturité des fruits. On sait aussi que les plantules sont très exposées si l'inoculum est présent dans les couches de semis ou de repiquage.

Il est clair que la comparaison, par le test de décapitation, de variétés de précocité très différente est automatiquement biaisée. On a pu montrer que les rameaux produits après décapitation de la plante au stade 4-5 feuilles sont plus réceptifs que l'axe principal. De plus, ce surcroît de sensibilité atteint de façon inégale des génotypes de précocité comparable (données non publiées).

Ces résultats nous font entrevoir les difficultés de jugement des génotypes. Ils peuvent permettre aussi au sélectionneur d'exercer une pression de sélection croissante en allant vers des tissus plus âgés ou, au contraire de plus en plus jeunes, pour améliorer de façon continue l'aptitude des génotypes à supporter la présence du champignon à tous les âges de la plante.

b) *Gradient de sensibilité dans la tige*

En inoculant les plantes à des distances variables des cotylédons, on peut montrer qu'il existe un gradient dans la tige, la base de celle-ci étant nettement moins vulnérable (fig. 5). Ceci n'est possible qu'en excisant et effeuillant les tiges et en

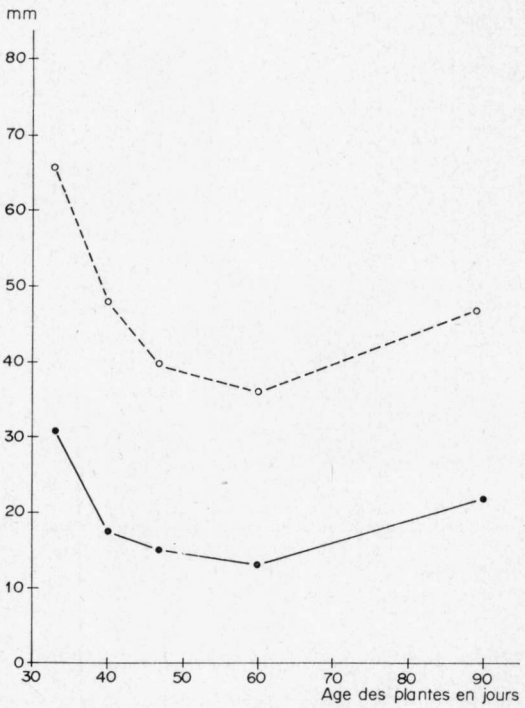


FIG. 4. — *Variation parallèle de la vulnérabilité en fonction de l'âge chez les partenaires d'un couple partiellement isogénique*

— — — ○ — — — « Yolo Wonder »
——— ● ——— « Phyo 636 »

Longueur de la lésion 6 jours après l'inoculation souche 15. (d'après POCHARD, CLERJEAU et PITRAT, 1976).

les maintenant en survie, ce qui n'altère pas sensiblement les réactions. Il est probable qu'il existe des différences variétales dans l'intensité du gradient. Des éléments expérimentaux sont déjà rassemblés. Cette méthode ouvre la voie à l'évaluation de plantes adultes en plein champ dont on prélèverait un rameau pour étude de la vulnérabilité (POCHARD et PITRAT, 1979).

c) *Effet sensibilisant d'une contrainte hydrique préalable à l'infection*

Dans les cultures de plein champ comme dans des tests de résistance en serre, des effets de sensibilisation non expliqués par la présence de souches particulièrement agressives apparaissent fréquemment. Nous avons pensé que des irrégularités d'arrosage pouvaient être responsables d'une partie de ces incidents.

Par des contraintes hydriques modérées appliquées à des plantes en pots, on a pu montrer que la vitesse de pénétration du champignon était nettement augmentée chez les deux partenaires. Les autres phases de la relation ne paraissent pas changées (fig. 6). Il s'agit bien des conséquences d'un conditionnement particulier et non d'un effet direct : les plantes sont soigneusement réhydratées avant

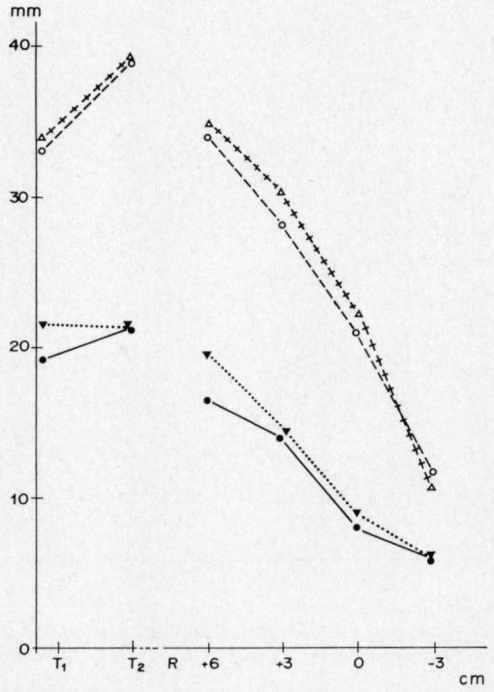


FIG. 5. — *Existence d'un gradient de sensibilité à la base de la tige de piments résistants ou sensibles*

— — — ○ — — — YW souche 15
——— ● ——— Phyo souche 15
++++ △ ++++ YW souche 75 (Y)
. . . . . ▾ . . . . . Phyo souche 75 (P)

T_1 : inoculation classique à 20 mm des cotylédons, plante en pot.
T_2 : idem, mais tige coupée, effeuillée, en tube à essai sur eau.
R : tige coupée, effeuillée, de 20 cm de longueur, retournée, inoculée à une distance variable au-dessus (+) ou en dessous (—) des cotylédons.
(Y/P est constant : 0,54 ± 0,03).

la contamination. De plus, cet effet paraît assez durable : il persiste plusieurs jours après la fin de la contrainte.

Indépendamment des enseignements que l'on peut en tirer pour la conduite de la culture, ces résultats nous montrent que l'on peut estimer le niveau de réceptivité d'une lignée grâce à la mesure de la vitesse initiale de la nécrose. Il semble bien exister des phénomènes particuliers à la phase précoce de l'infection.

d) *Évaluation de la réceptivité d'un génotype donné*

L'ensemble des résultats fait apparaître une première composante de la vulnérabilité : il s'agit de la réceptivité propre aux différents tissus aux différents âges de la plante. L'état dans lequel vont se trouver ces tissus dépendra à la fois du contexte génétique général et du conditionnement par divers facteurs du milieu. L'emploi de

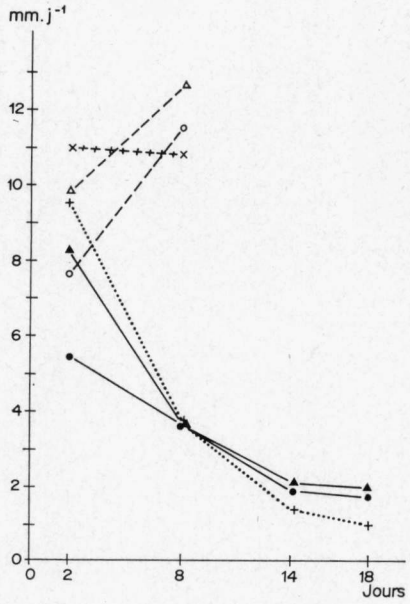


FIG. 6. — *Augmentation de la réceptivité des tissus de la tige par une contrainte hydrique préalable à l'infection*

témoin (S et R respectivement)

léger flétrissement pendant 4 jours puis 4 jours de réhydratation avant l'inoculation

léger flétrissement pendant 8 jours avant l'inoculation.

Couple partiellement isogénique « Clairon » (S), « Fidelio » (R).

souches très agressives et peu capables d'induire une résistance facilitera l'estimation de ces propriétés. On pourra donner à chaque génotype à l'essai une note globale résultant, par exemple, de trois tests conduits à trois stades différents, suivant des protocoles actuellement en cours de mise au point.

3. — *Effets particuliers au partenaire résistant d'un couple isogénique*

Nous avons vu précédemment que les deux premières semaines de la relation entre le champignon et le partenaire résistant comportaient deux phases distinctes : une phase de vitesse décroissante et un palier. En examinant l'effet d'un gradient de température, nous allons préciser la notion d'inductibilité de la résistance. Nous avons déjà vu (fig. 2 et 3) que l'allure de la courbe d'évolution de la vitesse de nécrose, qui caractérise l'effet d'induction, dépendait de la nature de la souche utilisée; certaines souches possèdent un très grand pouvoir inducteur, d'autre un pouvoir beaucoup plus faible (aucune, jusqu'à présent, ne s'est montrée totalement dépourvue d'un tel pouvoir).

a) *Effet de la température sur l'induction de la résistance*

Cet effet a déjà été étudié antérieurement (POCHARD *et al.*, 1976) mais on ne considérait alors que la longueur totale de la nécrose à un moment donné. Certains éléments n'apparaissent que si l'on estime la vitesse moyenne de progression de la nécrose entre chaque mesure (fig. 7). Chez le partenaire sensible la vitesse augmente régulièrement avec la température. Chez le résistant, au contraire, les courbes d'évolution sont pratiquement confondues à 16 et 22 °C, si l'on excepte la vitesse initiale qui est plus grande à 22 °C qu'à 16 °C. Tout se passe comme si l'augmentation de la réceptivité liée à l'élévation de la température, était exactement compensée par une augmentation simultanée de la résistance induite. A 28 °C, la courbe est décalée vers le haut : il n'y a plus de compensation. Cependant on distingue toujours les deux phases successives : diminution de la vitesse puis formation d'un pallier, mais celui-ci s'établit à 5 mm par jour contre moins d'un mm aux autres températures.

D'autres essais (données non publiées) montrent qu'à 32 °C, l'induction de résistance est quasi nulle.

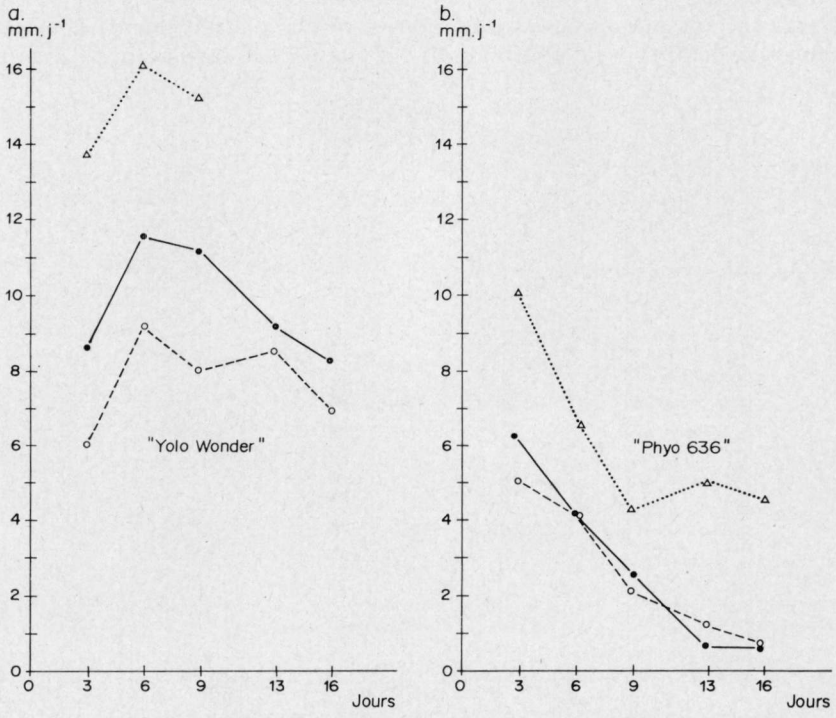


FIG. 7. — *Effet de températures croissantes sur la vulnérabilité des partenaires d'un couple partiellement isogénique*

— — — ○ — — — 16 °C
——— ● ——— 22 °C (témoin)
..... △ ..... 28 °C

(d'après les données originales de POCHARD, CLERJEAU et PITRAT, 1976.)

Ces résultats peuvent servir de base à une méthode d'évaluation des propriétés d'inductibilité d'une lignée de Piment donnée. On travaillera à une température modérée, généralement voisine de 20 °C et l'on utilisera les souches qui permettent la meilleure discrimination entre génotypes (voir chapitre 4). La décélération de la vitesse de nécrose estimée entre le troisième et le septième jour, ou la différence entre la vitesse initiale et la vitesse minimale seront deux mesures possibles de l'inductibilité.

b) *Notion de stabilité de la résistance*

Si l'on prolonge les observations au-delà de la deuxième semaine (ce que le sélectionneur pressé ne fait généralement pas) on constate parfois une reprise (pouvant être brutale) de la croissance du champignon au sein des tiges de Piment. Ceci dépend d'abord de la souche employée. Les souches 71, 86 et 107 révèlent particulièrement cette rupture d'équilibre. On sait aussi que ce phénomène est plus accentué sur les plantes âgées et sur des fragments de tiges en survie (POCHARD et PITRAT, 1979); un exemple est donné sur la figure 11. La figure 8 montre que la souche 71 n'est pas capable d'induire une résistance durable, contrairement à la souche 101.

L'existence de mécanismes tardifs (ou se révélant tardivement) nous semble confirmée par deux types d'observations : d'une part la révélation de différences

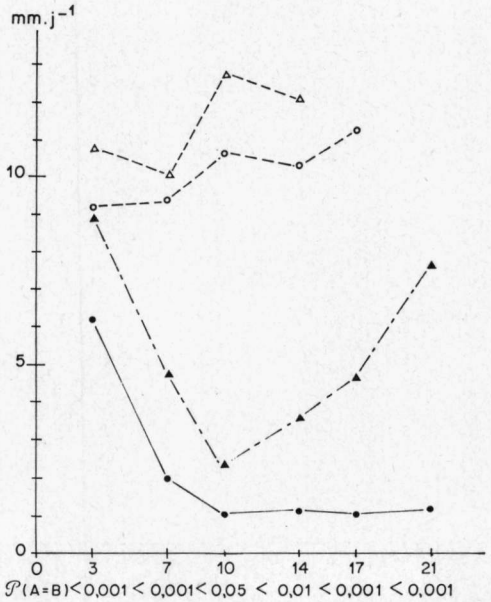


FIG. 8. — *Moindre stabilité de la résistance induite par la souche 71 comparée à la souche 101*

— — — ○ — — — « Yolo Wonder » S 101
— - — - △ — - — - « Yolo Wonder » S 71
——— ● ——— « Iso-Yolo 8/79 » S 101
— - — - ▲ — - — - « Iso-Yolo 8/79 » S 71

(comparaison par le test t : A = S 101, B = S 71 sur « Iso-Yolo 8/79 »).

variétales de comportement (chap. 4); d'autre part, la mise en évidence d'un effet caractéristique d'instabilité induit par une inoculation préalable par un virus (fig. 9). En effet lorsque les plantes de Piment sont en train de multiplier activement le Virus Y de la Pomme de Terre (PVY, virus très commun dans les zones de culture du Piment) les premières phases de l'infection par le *Phytophthora* sont inchangées mais on note le caractère très fugace de l'induction. D'autres virus n'ont pas la même propriété : il s'agit d'un effet très spécifique (POCHARD et CHALAL, 1980).

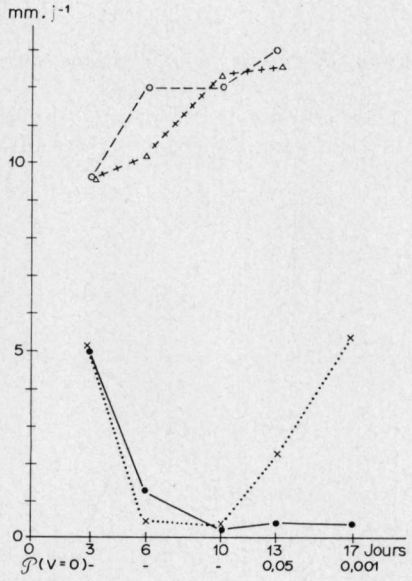


FIG. 9. — *Apparition d'une instabilité dans la résistance à* Phytophthora *par une préinoculation au Virus Y de la Pomme de Terre (PVY).*

— — — ○ — — — « Yolo Wonder » témoin
++++ △ ++++ « Yolo Wonder » préinoculé PVY
——— ● ——— « Phyo 636 » témoin
..... × ..... « Phyo 636 » préinoculé PVY

PVY souche To 72, pathotype A, inoculé 7 jours avant le *Phytophthora*, souche 101. Comparaison par le test *t*, préinoculé (V) comparé à témoin (O).

c) *Conclusion : superposition (ou effet en chaîne) de deux éléments distincts dans la résistance induite*

Les éléments expérimentaux déjà rassemblés permettent de postuler l'existence de deux éléments principaux dans la résistance induite par des actions biochimiques du champignon (indépendante des effets préexistant à l'infection analysés au chapitre précédent).

L'inductibilité serait l'aptitude (propre à chaque génotype de Piment) à ralentir fortement et de façon soutenue la progression du champignon dans les tissus de la tige pour arriver à un niveau d'équilibre. Le sélectionneur recherche

ce niveau aussi bas que possible (inférieur à 1 mm par jour pour une souche très inductrice comme la souche 101 »). C'est ce que fait régulièrement le géniteur « PM 217 » placé dans des conditions normales de température et inoculé au stade le plus favorable.

La stabilité serait le maintien prolongé de cet équilibre par opposition à l'instabilité ou labilité de l'induction qui apparaît dans des circonstances particulières. Cette propriété de stabilité, qui a largement échappé à l'attention des sélectionneurs, semble pourtant la clef d'une augmentation de l'efficacité pratique de la résistance dans les conditions réelles de culture.

4. — *Évaluation de diverses lignées issues de « PM 217 »*

Nous allons voir que les notions de réceptivité, d'inductibilité et de stabilité possèdent des répondants au niveau du génotype des diverses lignées de Piment actuellement disponibles.

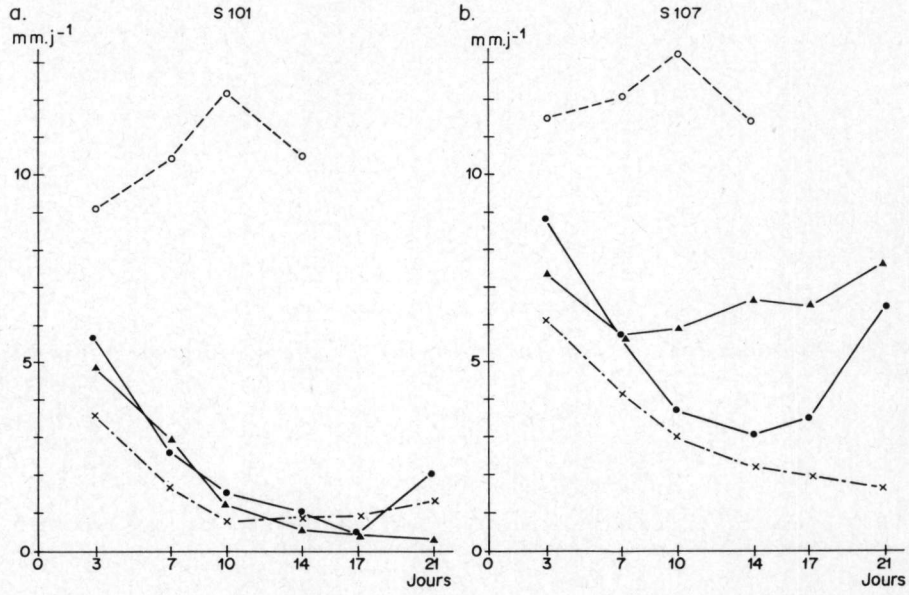


FIG. 10. — *Aptitude de la souche 107 à révéler les différentes composantes de la résistance*

— — — ○ — — — « Yolo Wonder »
— - — - × - — - — « PM 217 »
——— ● ——— « Phyo 636 »
——— ▲ ——— « C 51 »

10*a* : Souche 101, peu discriminante des différences variétales sauf pour la vitesse initiale de pénétration (réceptivité) (PM 217 < Phyo 636, seuil 0,05).

10*b* : Souche 107 révélation de trois types de propriétés :
différences de réceptivité (PM 217 < C 51 < Phyo 636, seuil 0,05);
différences d'inductibilité (écart entre la vitesse initiale et la vitesse minimale) (C 51 ≪ Phyo 636, PM 217);
différences de stabilité (Phyo 636 plus instable que PM 217).

Mais il nous faut d'abord préciser l'importance essentielle du choix de la souche pour révéler certaines différences variétales.

La souche 101, la plus couramment employée, est excellente pour séparer les génotypes complètement sensibles de ceux qui ont un certain niveau de résistance. Cependant, son aptitude à induire la résistance est telle qu'elle sature les possibilités d'induction de la plupart des lots en comparaison. Tous paraissent excellents, alors que leur confrontation à une souche moins inductrice et très agressive comme la souche 107, révèle de grandes différences (fig. 10).

Ces résultats rappellent ceux que l'on observait en faisant varier la température. Entre 16 et 22 °C, on assistait à une saturation complète des possibilités d'induction : les courbes étaient pratiquement confondues. En augmentant la température au-dessus de ce seuil de 22 °C on décale la courbe d'évolution de la vitesse de nécrose vers le haut; ce que l'on observe également en utilisant une souche plus agressive et moins inductrice comme la souche 107. Mais il ne faut pas aller trop loin : la souche 197 comme les températures proches de 30 °C diminuent à nouveau les différences variétales, l'induction étant partout faible.

a) *Perte de certains éléments utiles au cours des recroisements*

Les résultats reportés sur la figure 10 montrent clairement que la lignée « Phyo 636 » ne possède pas tous les éléments de la résistance de « PM 217 ». En

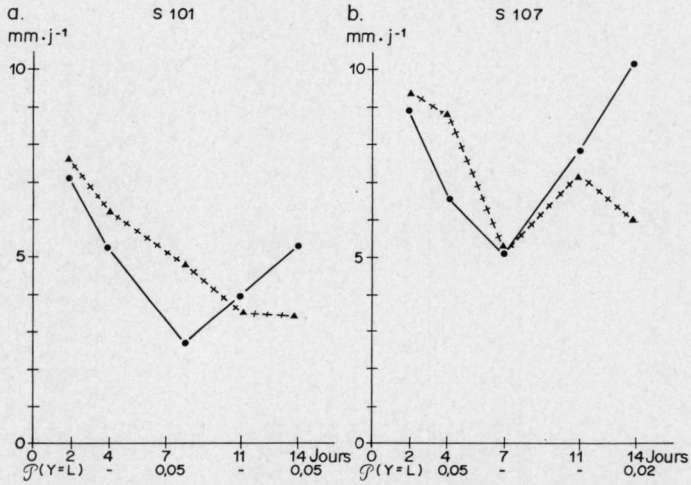


FIG. 11. — *Effet du parent sensible sur l'expression de la résistance à* Phytophthora *issue de « Phyo 636 »*

——— ● ——— (Y)
++++ ▲ ++++ (L)

Test en tube à essai sur rameaux coupés, effeuillés, provenant de plantes adultes de serre; comparaison de 8 lignées sœurs provenant de « Phyo 636 » par 3 recroisements supplémentaires par « Yolo Wonder » (Y) et 6 lignées provenant de « Phyo 636 » par 2 recroisements successifs à la lignée « B 107 » (L).

Les descendants de (L) ont une plus grande réceptivité que ceux de (Y) mais aussi une plus grande stabilité. Dans les tests sur rameaux en survie, l'instabilité de l'induction est beaucoup plus apparente qu'en test sur plantes en pots.

présence de la souche 107 à 22 °C et dans les conditions de culture optimales, on voit que la vitesse initiale est significativement plus faible chez « PM 217 ». Le niveau du palier n'est pas sensiblement différent mais, surtout, ce palier est beaucoup plus bref chez « Phyo 636 ». Certains éléments de la stabilité ont ainsi été perdus au cours des cycles de recroisements.

A titre d'exemple, on a ajouté une autre lignée qui est intermédiaire en ce qui concerne la réceptivité (mesurée par la vitesse initiale) mais qui est très peu inductible, tout au moins à l'extrémité de la tige.

b) *Effet particulier à certains parents sensibles*

Sur un ensemble de lignées issues de « Phyo 636 » par recroisement à l'un ou l'autre des parents sensibles « Yolo Wonder » ou « B 107 », on remarque que le second donne des descendants significativement plus réceptifs mais plus stables que ceux que l'on obtient avec le premier (fig. 11). Cela semble montrer qu'il existe, chez les variétés sensibles, des gènes qui ne sont pas sans influence sur le déroulement et donc l'efficacité de la résistance. On voit aussi que l'augmentation de la réceptivité ne s'accompagne pas nécessairement d'une instabilité accrue.

Dans un autre cas, on a pu montrer l'apparition de trangression dans la stabilité de la résistance par rapport au seul parent résistant « Phyo 636 » (fig. 12).

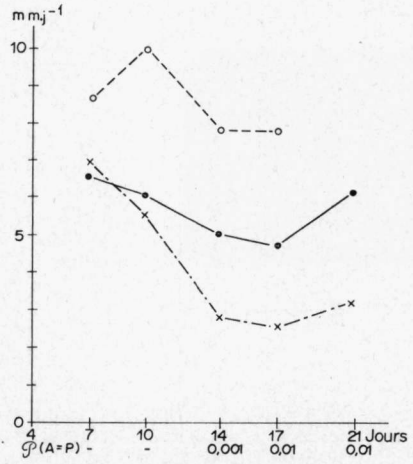


FIG. 12. — *Transgression de résistance dans la descendance de « Phyo 636 » croisé par des variétés sensibles*

— — — o — — — « Yolo Wonder »
——— • ——— Phyo 636 (P)
— - — - × — - — - Hybride 79 A

Test en serre, plantes proches de la floraison, *P. capsici* souche 107.

La variété (hybride F_1) 79 A tire sa résistance de (P) par recroisements successifs à deux variétés sensibles qui apportent des gènes modificateurs donnant une induction plus prolongée de la résistance.

Discussion - Conclusions

On a constaté une bonne concordance entre les effets d'origine externe à la plante ou contribuant à son conditionnement d'une part (milieu physique, souche de champignon, présence d'un virus) et les effets génétiques d'autre part. Ces derniers peuvent provenir du géniteur d'origine « PM 217 » mais aussi du parent sensible qui lui est opposé. Les éléments constitutifs de la vulnérabilité tels que nous les concevons actuellement sont présentés sous forme condensée au tableau 2.

TABLEAU 2

Éléments de la relation plante-champignon-milieu chez le couple Piment-Phytophthora capsici : *schéma hypothétique d'après les résultats actuellement rassemblés*

Plante-Hôte	Champignon	Milieu
Réceptivité ou sensibilité intrinsèque Si notée le 3e jour (PHYO > PM 217) ↑	*Agressivité* Ap indépendante des gènes de résistance (S 107 > S 101) ↑	Réceptivité accrue par : — température élevée — contrainte hydrique — âge des tissus ↑
Inductibilité de la résistance R_A notée du 3e au 7e jour (C51 < PHYO) ↓	*Virulence A* v_A absence ou masquage d'éliciteurs de résistance (S 197 > S 107) ↑	Induction réduite par : — température > 32 °C — tissus jeunes ↑
Stabilité de la résistance R_B notée après 2 semaines (PM 217 > PHYO) ↓	*Virulence B* v_B déstabilisation de la résistance induite (S 71 > S 101) ↑	Instabilité accrue par : — excision des rameaux — PVY en cours de multiplication ↑

Une flèche tournée vers le bas (↓) indique une vulnérabilité diminuée; une flèche tournée vers le haut (↑) indique une vulnérabilité accrue.

On ne dispose, pour l'instant, d'aucun élément d'interprétation des phénomènes en cause mais on peut déjà apporter quelques réponses partielles aux questions posées au début de ce travail.

Il est maintenant certain que l'on n'a pas conservé tous les éléments utiles contenus dans « PM 217 » et ceci n'a rien de surprenant quand on sait que l'expression du génotype est modulée par un grand nombre de facteurs que nous avons en partie révélés. De plus, il subsiste toujours un élément d'incertitude sur le résultat d'une confrontation entre la plante et le champignon. L'existence de dis-

tributions bimodales dans les longueurs de lésions alors que tous les éléments sont apparemment fixés, en particulier le génotype de chacun des partenaires, est un fait d'observation courante (données non publiées). Des effets de seuil entrent probablement en jeu quand la quantité d'inoculum est insuffisante ou la souche peu agressive. C'est pourquoi, les expériences qui ont été rapportées ici ont toujours été faites dans des conditions d'infestation massive sur une section fraîche de la tige, permettant la pénétration simultanée de très nombreuses hyphes.

Pour retrouver au sein de génotypes de Piment doux à gros fruits la même efficacité de résistance que dans notre lignée initiale, on peut appliquer certains des tests qui ont été décrits. Cependant, le travail est long et coûteux (plantes âgées de près de deux mois, observations répétées pendant trois semaines). De plus, on retarde le déroulement du cycle de reproduction puisqu'il faut couper deux fois l'axe principal de la plante : la première fois pour inoculer la tige, la seconde pour éliminer la partie malade. L'examen de rameaux coupés en survie (POCHARD et PITRAT, 1979) prélevés dans les pépinières sur les seules plantes agronomiquement intéressantes n'a pas ce défaut puisqu'il s'agit de simples fragments de plantes adultes. De plus ces fragments présentent une moindre stabilité dans l'induction et les différences variétales apparaissent nettement.

La mise au point de tests plus précoces et s'adressant aux racines plutôt qu'aux tiges s'impose avec urgence. Des résultats très prometteurs ont déjà été obtenus. La difficulté principale réside dans la nécessité d'une évaluation quantitative des principales phases de l'infection. Il est aussi très souhaitable de localiser parfaitement la partie malade pour ne pas contaminer les parcelles de plantation : ceci est d'autant plus difficile que la plante est plus jeune.

Sur un plan plus fondamental, les trois composantes principales de l'infection qui ont été reconnues semblent bien répondre à trois mécanismes distincts puisque l'on peut trouver diverses combinaisons de ces éléments. On peut penser que la propriété que nous avons appelée la réceptivité (car elle est mesurée dans les premiers jours qui suivent la contamination est la réponse de la plante aux déterminants du pouvoir pathogène de *P. capsici*, vraisemblablement de nature enzymatique. Sur ce plan, on peut espérer obtenir des progrès substantiels grâce à des gènes actuellement dispersés au sein de variétés sensibles.

La caractéristique que nous avons appelée inductibilité est certainement la plus facile à repérer au cours de sa transmission héréditaire. Elle est, au moins en partie, liée à des gènes dominants, probablement deux gènes complémentaires (POCHARD et CHAMBONNET, 1971). De ce côté, le danger principal vient de l'existence de souches très peu inductrices mais très agressives comme la souche 197 qui a d'ailleurs été isolée sur variété résistante.

Aucune résistance nouvelle répondant plus activement que ne le fait la lignée « PM 217 » aux inducteurs présents dans une telle souche n'a été trouvée jusqu'à présent au sein du genre *Capsicum*.

Le dernier processus que nous avons pu identifier et que nous désignons par les termes « stabilité de l'induction » est le plus difficile à cerner. Il fait sans doute appel aux mécanismes de défense qui apparaissent au-delà de la zone envahie et parviennent, ou non, à se maintenir pendant une longue période. C'est sur ces mécanismes que l'on peut espérer les progrès les plus grands puisqu'ils sont restés longtemps ignorés, à condition qu'on arrive à les révéler et à les mesurer sans trop de difficultés. L'effet plus ou moins durable de la protection accordée par une première inoculation sera exploitable en sélection dans la mesure où nous saurons maîtriser l'inoculation de jeunes plantules. On peut alors s'attendre à une augmen-

tation continue de la valeur du matériel grâce à la recombinaison de gènes actuellement dispersés. Un système de sélection récurrente semble le plus à même de promouvoir un tel progrès.

Reçu pour publication en avril 1980.

Summary

Attempts in evaluating the components of a polygenic resistance of the pepper to Phytophthora capsici

Experimental results are presented wich tend to show the existence of at least three different components in the polygenic « field resistance » to *Phytophthora capsici* carried by the *Capsicum annuum* line « PM 217 » (issued, by selfing, from the original material « PI 201 234 »).

Those components are termed : receptivity, inductibility and stability of the induction.

Ageing of the plants, level of the infection along the stem and water stress contribue in increasing the receptivity of the stem's tissues.

Inductibility is partly independent of the temperature between 16 and 22 °C; it depends mainly on the nature of the strain used. The speed of progression of the necrosis is steeply decreasing from the second to the seventh or tenth day and then remains almost constant during several days when the induction is stable.

Instability (expressed by a new start in the progression of the necrosis) is especially apparent when the plants are previously infected by Potato Virus Y, but is also favoured by particular strains of the fungus and ageing of the plant.

The three components are genetically unequally distributed among the peppers lines obtained by back-crossing with susceptible varieties. Part of the original resistance was lost during the transfer. The genotype of the susceptible parent plays a part in the expression of the resistance.

Références bibliographiques

CLERJEAU M., PITRAT M., NOURRISSEAU J. G., 1976. La résistance du Piment (*Capsicum annuum*) à *Phytophthora capsici*. IV. Etude de l'agressivité de divers isolats, au niveau des feuilles, des tiges et du collet des plantes sensibles et résistantes. *Ann. Phytopathol.*, **8** (4), 411-423.

HAAS J. H., BUZZELL R. I., 1976. New races 5 and 6 of *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. and differential reactions of soybean cultivars for race 1 to 6. *Phytopathology*, **66**, 1361-1362.

KIMBLE K. A., GROGAN R. G., 1960. Resistance to *Phytophthora* root rot in pepper. *Plant Dis. Reptr.*, **44** (11), 872-873.

MOLOT P. M., CLERJEAU M., NOURRISSEAU J. G., RICCI P., 1976. La résistance du Piment (*Capsicum annuum*) à *Phytophthora capsici*. III. Etude, sur extraits de tiges sensibles et résistantes, du pouvoir antifongique induit par la contamination. *Ann. Phytopathol.*, **8** (4), 399-409.

MOLOT P. M., CLERJEAU M., MAS P., RICCI P., 1977. Rôle du capsidiol dans la résistance génétique du Piment (*Capsicum annuum*) à *Phytophthora capsici*. In « *Capsicum* 77 » *C.R. 3e Congrès Eucarpia*, 5-7 juillet 1977, E. POCHARD (Ed.), I.N.R.A., 84140 Monfavet-Avignon, 137-146.

POCHARD E., CHAMBONNET D., 1971. Méthodes de sélection du Piment pour la résistance au *Phytophthora capsici* et au virus du Concombre. Eucarpia meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum*, Torino, 1971. *Ann. Fac. Soc. Agr. Univ. Torino*, (7), 270-281.

POCHARD E., CLERJEAU M., PITRAT M., 1976. La résistance du Piment (*Capsicum annuum*) au *Phytophthora capsici* Leon. I. Mise en évidence d'une induction progressive de la résistance. *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (1), 35-50.

POCHARD E., PITRAT M., 1979. Recherches sur le Piment. *Rapport d'activité 1977-1978 Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères d'Avignon-Montfavet*, 59-77.

POCHARD E., CHALAL N., 1980. Effet spécifique de trois virus sur l'expression de la résistance de *Capsicum annuum* au *Phytophthora capsici*. (à paraître).

RIVES M., 1979. Sélection pour la résistance au mildiou dans l'espèce *Vitis vinifera*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 126, *Actual. bot.*, 1979 (4), 45-49.

WARD E. W. B., LAZAROVITS G., UNWIN C. H., BUZZELL R. J., 1979. Hypocotyl reactions and glyceollin in Soybeans inoculated with zoospores of *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. *Phytopathology*, **69** (9), 951-955.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 399-410.

Action d'une température fraîche (10 °C) appliquée au stade jeune sur la croissance et l'activité photosynthétique de deux variétés précoces de Maïs

F. BLONDON, G. CLABAULT et M. RAINGUEZ

Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., 91190 Gif-sur-Yvette

Résumé

Pour tenter de mieux comprendre la possibilité de résister et de croître à température fraîche chez le Maïs, deux hybrides précoces, l'un corné : $F_7 \times F_2$, l'autre denté : WH × WJ sont comparés avec ou sans traitement à température fraîche.

Les maïs témoins sont cultivés du semis au stade 7 feuilles à 22 °C en 16 h d'éclairement de 105 Wm^{-2} (culture en phytotron). Les évolutions du poids de matière sèche des parties aériennes, de la surface foliaire et de l'activité photosynthétique en fonction du temps sont très peu différentes entre ces 2 hybrides bien que le rythme d'apparition des feuilles soit plus rapide chez WH × WJ. La principale différence entre eux repose sur la quantité de racines produite (exprimée en poids de matière sèche) qui est toujours plus importante chez WH × WJ. Le traitement à température fraîche, 10 jours à 10 °C au stade 3 feuilles, accentue considérablement les différences entre ces 2 hybrides. En effet, l'action de la température fraîche freine la croissance de WH × WJ beaucoup plus fortement que celle de $F_7 \times F_2$ et pour ce dernier provoque une augmentation plus importante des racines que des parties aériennes. Le poids des racines de $F_7 \times F_2$ devient alors supérieur à celui de celles de WH × WJ. Lors du retour à 22 °C, la différence de croissance entre $F_7 \times F_2$ et WH × WJ s'accentue permettant ainsi à $F_7 \times F_2$ de rejoindre son témoin, c'est-à-dire la plante qui n'a pas subi le traitement au froid.

L'activité photosynthétique mesurée sur la plante entière, régulièrement au cours du temps, sous l'éclairement et à la température de croissance, ne met pas en évidence de différence importante entre les 2 variétés : cette activité rapportée à l'unité de surface foliaire est à peu près constante au cours du temps, du stade 3 feuilles au stade 7 feuilles, et réduite des 2/3 durant le passage au froid.

Différentes hypothèses de travail sont proposées pour tenter d'expliquer l'action positive des températures fraîches sur la croissance de $F_7 \times F_2$ et non celle de WH × WJ : au niveau des types de réponses photosynthétiques en fonction de la température et de l'éclairement, des propriétés d'absorption différentes des racines, des modifications des lipides membranaires.

Introduction

Malgré de nombreux travaux, la physiologie de la croissance et du développement du Maïs reste mal connue. Ce fait tient d'une part à la grande variabilité génétique de l'espèce et d'autre part à sa morphologie particulière chez les Graminées. En effet, le Maïs peut pousser dans une très grande gamme d'environnement : des régions avec 25 cm de pluie à celle avec plus de 500 cm et du niveau de la mer à 4 000 m dans les Andes (DUNCAN, 1975). La hauteur de la plante à maturité peut varier de moins de 60 cm avec 8 feuilles à 7 m avec 48 feuilles, la durée du semis à la récolte de 3 mois à plus d'une année.

L'un des principaux objectifs de l'amélioration du Maïs est d'étendre son aire de culture particulièrement en créant des variétés plus précoces mieux adaptées aux conditions de températures limitantes de l'Europe septentrionale. Au stade jeune, la plante différencie son système foliaire et implante son système racinaire, puis initie ses organes floraux. Bien souvent elle doit supporter les températures fraîches dévaforables à sa croissance. Connaître leurs répercussions physiologiques est donc du plus grand intérêt. Aussi, pour tenter de mieux comprendre la possibilité de résister et de croître aux températures fraîches avons-nous, dans notre équipe au Phytotron, entrepris précédemment différentes études. Celles-ci mettent en évidence un effet néfaste ou nul des températures fraîches (5, 7, 10, 12 °C) appliquées durant 21 jours, sur la croissance et le développement ultérieur des hybrides précoces et tardifs étudiés. Cet effet est d'autant plus marqué que la température est plus fraîche et que le stade de croissance du début du traitement est plus avancé (JIMENEZ, 1977). Cependant chez un hybride tardif, ce traitement à température fraîche, peut se révéler favorable à la floraison femelle (BLONDON et GALLAIS, 1976). La température fraîche appliquée aux racines pilote l'absorption minérale et ceci presque indépendamment de la température à laquelle sont soumises les parties aériennes : ainsi à 22 °C (parties aériennes) /12 °C (racines) l'absorption des éléments est réduite par rapport à 22 /22 °C dans les mêmes proportions que pour le traitement à 12 /12 °C chez l'hybride précoce $F_7 \times EP_1$ (CHAILLOU, BLONDON et SCHEIDECKER, 1976).

Le but du travail exposé ici (travail mené dans le cadre de l'Action thématique programmée : « Bases physiologiques et génétiques de la production végétale » 1978-1979) est de voir s'il est possible de caractériser physiologiquement les différences de réaction à la température fraîche entre deux hybrides simples précoces. L'étude de la croissance des parties aériennes et des racines ainsi que celle de l'activité photosynthétique mesurée régulièrement sous l'éclairement de croissance est présentée.

Matériel et méthodes

1. — *Matériel végétal et conditions de culture*

Deux hybrides simples précoces de maïs : $F_7 \times F_2$, variété française à grain corné que l'on symbolisera par F, et WH × WJ, variété américaine (Wisconsin) à grain denté et symbolisée par W, sont utilisés. F est tolérant aux températures basses du printemps et présente une floraison un peu plus précoce que celle de W qui est sensible au froid, plus tardif à la floraison mais dont la maturation

du grain est plus rapide. Pour les caractères étudiés, croissance et activité photosynthétique, l'hybride W s'est révélé plus homogène que F.

Les plantes sont cultivées au phytotron de Gif-sur-Yvette (C.N.R.S.). Le semis est effectué, sur sable, en pots de terre de 8 cm de diamètre. Sur ce substrat, la plante a la même croissance que sur la vermiculite (COURTIAL, 1978); de plus, la culture sur sable à l'avantage de permettre une récupération plus facile des racines. Ces pots sont arrosés à l'eau déminéralisée jusqu'à la germination. Ensuite, les plantes reçoivent 2 arrosages automatiques par jour : une demi-heure le matin avec la solution nutritive du phytotron de composition constante (BLONDON, 1968) et une demi-heure le soir à l'eau déminéralisée. L'éclairage est assuré par des tubes fluorescents et des lampes à incandescence. L'éclairement au niveau des plantes est de 105 Wm^{-2} fournissant 280 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ dans le domaine des radiations photosynthétiquement actives. La photopériode est de 16 heures, l'humidité relative de 70 p. 100. Les plantes sont cultivées à 22 °C et subissent ou non un traitement de 10 jours à 10 °C.

2. — *Protocole expérimental*

Le stade de croissance est défini par le nombre de feuilles visibles, le stade n feuilles est considéré comme atteint dès que la $n + 1^{eme}$ feuille émerge du cornet foliaire, puis au cours de l'allongement du limbe de celle-ci par un pourcentage de sa longueur finale.

Pour chaque hybride, dès le stade 2 feuilles, 2 lots A et B d'environ 150 plantes sont constitués permettant ainsi au cours du temps des prélèvements de sous-lots d'environ 10 plantes pour analyser la croissance et de 5 pour l'activité photosynthétique. Le lot A de plantes témoins reste à 22 °C et le lot B de plantes traitées subit le froid (10 jours à 10 °C). Le passage au froid a lieu lorsque la majorité des plantes a atteint le stade 3 feuilles.

Dans la représentation graphique des résultats de croissance et d'activité photosynthétique en fonction du temps, ce stade 3 feuilles est considéré comme le point de départ de l'expérience proprement dite c'est-à-dire le jour zéro = J_0 qui correspond au 12^e jour après le semis pour la variété F et au 11^e jour pour W. L'arrêt de l'expérience s'effectue lorsque les plantes atteignent le stade 7 feuilles.

3. — *Critères étudiés*

a) *Croissance*

La surface foliaire est mesurée à l'aide d'un planimètre (Hayashi Denkoh, Japon, résolution $\pm$ 1 mm^2) sur les limbes déroulés.

Les poids de matière sèche des parties aériennes et du système racinaire sont obtenus après passage à l'étuve durant 48 heures à 80 °C. Le rapport poids de matière sèche des parties aériennes sur surface foliaire, désigné ensuite par PA/SF, est calculé régulièrement.

Chaque prélèvement comporte environ dix plantes.

b) *Activité photosynthétique*

Les mesures sont réalisées dans un circuit ouvert, décrit par COURTIAL (1978), et proche de celui utilisé par CHARTIER (1969), qui permet le contrôle strict de

tous les paramètres de l'environnement : la composition de l'air en gaz carbonique et en vapeur d'eau, la température, la vitesse de l'air et l'énergie lumineuse reçue par la plante. La teneur en CO_2 de l'air avant et après passage dans la chambre d'assimilation est mesurée par un analyseur absolu à infrarouge (A.D.C.). Trois lampes à vapeur de mercure (Mazda MAFD 400 W) fournissent l'énergie radiative.

Pour reproduire précisément les conditions de croissance pendant la mesure, la température des feuilles est contrôlée par de fins thermocouples placés au contact de l'épiderme inférieur. Un hygromètre à point de rosée (Schlumberger HCP 2P) donne une mesure directe du contenu de l'air en vapeur d'eau.

Le pied de maïs est placé horizontalement, les parties aériennes sont étalées dans la boite et maintenues par de fins fils de nylon. Le pot placé à l'extérieur de la chambre est régulièrement alimenté en eau (RAINGUEZ, 1979).

L'activité photosynthétique est mesurée sous les conditions de croissance sur la plante entière, la mesure étant faite après stabilisation (durée environ 1 heure). La valeur représentée correspond à la moyenne de 5 mesures, effectuée chacune sur une plante.

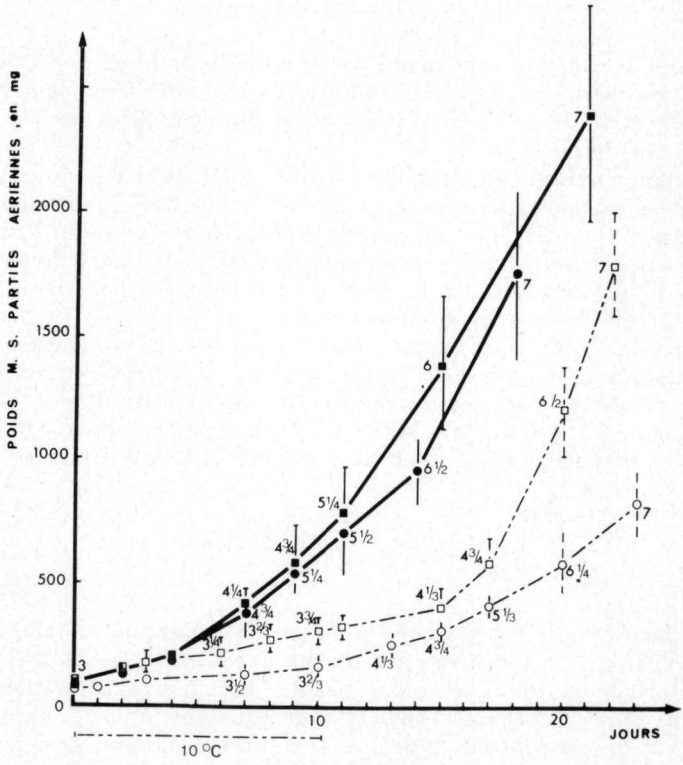


FIG. 1. — *Évolution du poids de matière sèche des parties aériennes au cours du temps à partir du stade 3 feuilles (jour zéro)*

- ● W témoin
- ○ W traité (10 jours à 10 °C)
- ■ F témoin
- □ F traité (10 jours à 10 °C).

Les chiffres portés sur les courbes indiquent le stade de croissance exprimé en nombre de feuilles.

Résultats

A. — *Croissance*

a) *Évolution du poids de matière sèche des parties aériennes*

Au stade 3 feuilles, premier stade étudié, les deux hybrides ont des poids peu différents. Les courbes d'évolution du poids de matière sèche des parties aériennes en fonction du temps des maïs témoins (F et W n'ayant pas subi l'action du froid), sont presque semblables, toutefois si l'on considère comme critère la vitesse d'émission des feuilles, elle est plus élevée chez W (fig. 1).

Par contre pour les maïs traités, F atteint un nombre de feuilles légèrement supérieur à celui de W dès la fin des 10 jours de froid.

Ce traitement retarde l'apparition des feuilles mais ce retard ne persiste pas longtemps après retour à 22 °C : ainsi le stade 7 feuilles est atteint respectivement les 21e jour ou 22e jour (après le stade 3 feuilles) que les plantes de F soient ou non traitées par le froid. Pour W la différence est plus importante : W témoin atteint le stade 7 feuilles le 18e jour (plus tôt que F témoin) alors que W traité par le froid n'est à ce stade que le 24e jour (plus tard que F traité par le froid). Le froid accentue donc la différence entre W et F, en ce qui concerne la vitesse d'apparition des feuilles. Le froid provoque également un fort ralentissement

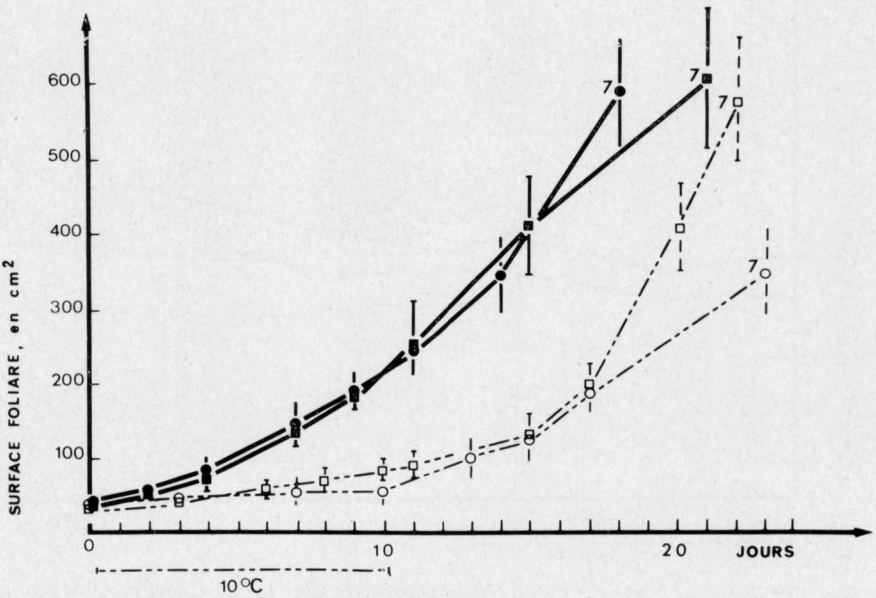


FIG. 2. — *Évolution de la surface foliaire au cours du temps à partir du stade 3 feuilles (jour zéro)*

- ● W témoin
- ○ W traité (10 jours à 10 °C)
- ■ F témoin
- □ F traité (10 jours à 10 °C).

de la croissance pondérale : ralentissement qui affecte plus W que F. En effet, à la fin du traitement, alors que F a acquis environ 60 p. 100 de moins de matière sèche que son témoin, on observe pour W une réduction de 80 p. 100. Notons toutefois qu'au dernier stade étudié ces réductions (des maïs traités par rapport aux témoins) sont respectivement 25 p. 100 et 50 p. 100 pour F et W.

b) *Évolution de la surface foliaire*

L'évolution de la surface foliaire des maïs cultivés à 22 °C ne permet pas de les distinguer. Les deux hybrides traités ont toujours une surface foliaire inférieure à leurs témoins, toutefois, cette action dépressive du froid est plus nette chez W, surtout après le stade 5 feuilles.

A stade égal, le froid ne modifie pas beaucoup la surface de F par rapport à son témoin, par contre W traité à une surface inférieure à son témoin, différence s'amplifiant à partir du stade 5 feuilles (fig. 2).

c) *Évolution du rapport : poids de matière sèche des parties aériennes /surface foliaire*

Alors que les témoins et W traité évoluent de façon très similaire, le passage au froid entraîne une brusque augmentation de ce rapport chez F. Cette différence s'estompe après le retour à 22 °C (fig. 3). Au froid, F est donc capable de poursuivre l'accumulation de matière sèche bien que l'augmentation de la surface foliaire

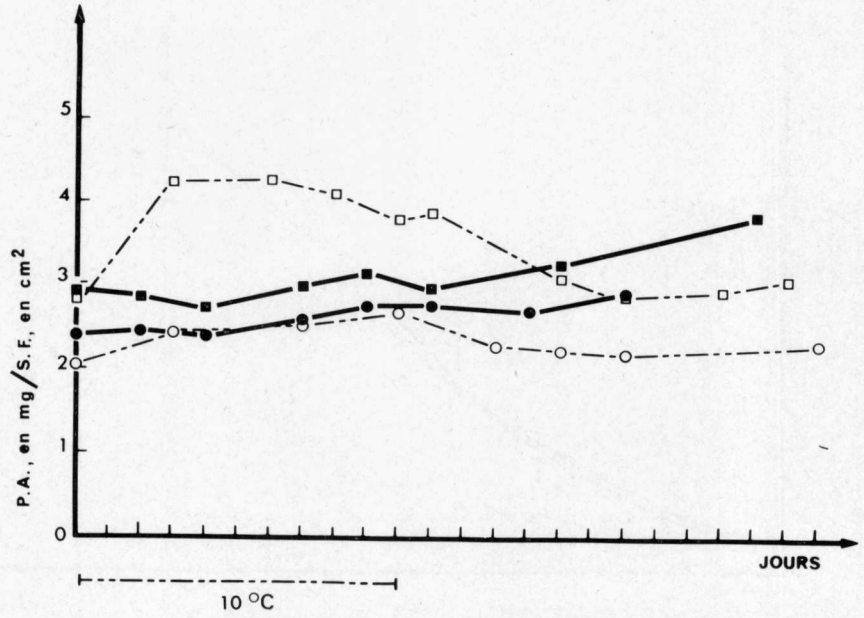


FIG. 3. — *Évolution du rapport : poids de matière sèche des parties aériennes en mg (PA) sur la surface foliaire en cm² (SF) au cours du temps à partir du stade 3 feuilles (jour zéro).*

● W témoin
○ W traité (10 jours à 10 °C)
▪ F témoin
□ F traité (10 jours à 10 °C).

soit très faible. Ce fait peut permettre d'expliquer, en partie, une reprise de croissance rapide à 22 °C.

d) *Évolution du poids de matière sèche des parties racinaires*

Chez les témoins, W a un poids de matière sèche des parties racinaires supérieur à F. *Le traitement provoque une inversion de cette situation.* A la fin des 10 jours de froid, le poids des parties racinaires de F représente 75 p. 100 de la valeur obtenue pour les plantes témoins alors qu'il n'atteint chez W que 20 p. 100. Si ce calcul est fait lors du dernier prélèvement on trouve 80 p. 100 pour F et 40 p. 100 pour W. L'action du traitement au froid favorise F par rapport à W, essentiellement en augmentant tout d'abord le poids de matière sèche de ses racines (fig. 4).

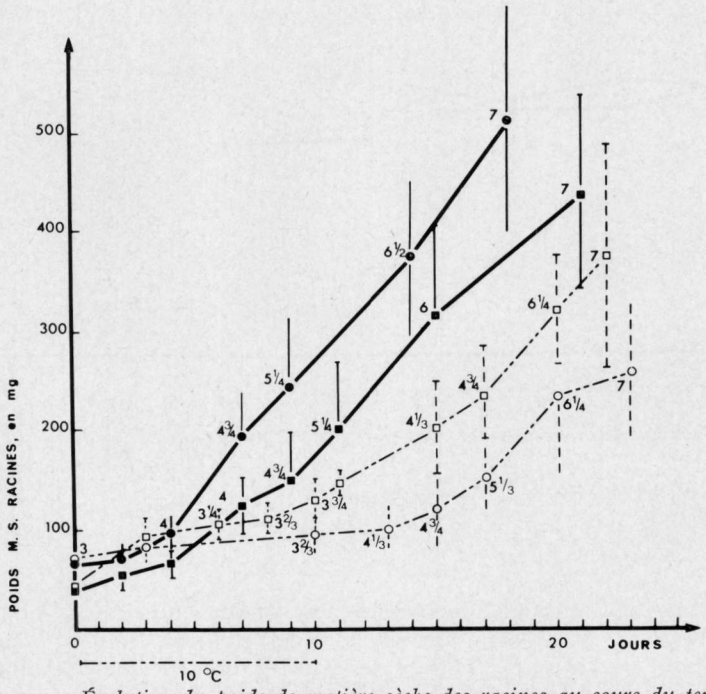


FIG. 4. — *Évolution du poids de matière sèche des racines au cours du temps à partir du stade 3 feuilles (jour zéro).*

- ● W témoin
- ○ W traité (10 jours à 10 °C)
- ■ F témoin
- □ F traité (10 jours à 10 °C).

Les chiffres portés sur les courbes indiquent le stade de croissance exprimé en nombre de feuilles.

e) *Évolution du rapport racines sur parties aériennes*

Ce rapport décroit au cours du temps chez les témoins, par contre pour les plantes soumises au froid, il reste à peu près constant durant le traitement, mais dès la sortie du froid, il augmente pour F mais diminue pour W.

B. — *Activité photosynthétique*

Pour pouvoir comparer l'activité photosynthétique de plantes ayant des croissances différentes celle-ci est rapportée à l'unité de surface foliaire. Elle varie au cours du temps de façon très semblable chez les 2 hybrides cultivés à 22 °C. Cette activité diminue légèrement, elle passe de 15 mg CO_2 $dm^{-2}h^{-1}$ à 13 mg CO_2 $dm^{-2}h^{-1}$ (fig. 5).

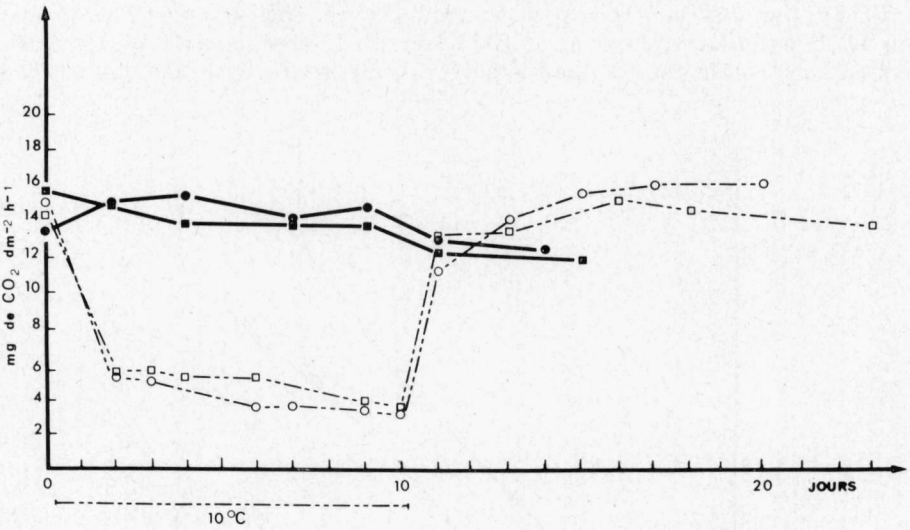


FIG. 5. — *Évolution de la photosynthèse nette au cours du temps après le stade 3 feuilles (jour zéro)*

● W témoin
○ W traité (10 jours à 10 °C)
■ F témoin
□ F traité (10 jours à 10 °C)

Dès le passage au froid, on observe une rapide chute de la photosynthèse nette apparente à 5,5 mg CO_2 dm $^{-2}h^{-1}$ puis cette valeur diminue pour atteindre 3,5 mg au bout de 10 jours. L'étude des courbes montre que F maintient entre le 4e et 8e jour du traitement une activité photosynthétique supérieure à celle de W. Un jour après la fin du traitement, F retrouve une activité photosynthétique comparable à celle qu'il avait avant le passage au froid. Par contre, il faut environ 3 jours à W pour qu'il atteigne la valeur initiale.

Au stade 7 feuilles les maïs traités ont une activité photosynthétique supérieure à leurs témoins.

Discussion et conclusion

Avec comme critère de croissance la vitesse d'apparition des feuilles, W croît plus rapidement que F. Ce fait pourrait provenir de réserves différentes dans les deux types de semences. En effet, la texture et la taille du grain ne sont pas sem-

blables, F (corné) dont le poids de 1000 grains est de 268 g est relativement plus petit que W (denté), poids de 1 000 grains de 363 g. D'autre part, si la croissance, exprimée par l'évolution du poids de matière sèche des parties aériennes ou de la surface foliaire, fait apparaître très peu de différence entre ces 2 hybrides, il n'en est pas de même du poids de matière sèche des racines qui est toujours supérieur chez W. La quantité de racines nécessaire pour assurer une surface foliaire et une production de matière sèche identique est moins importante pour F que pour W : le système de racines de F paraît donc plus « efficace ». C'est la principale différence entre le comportement de ces deux hybrides étudiés jusqu'au stade 7 feuilles et cultivés constamment à 22 °C.

Le traitement à température fraîche (10 jours à 10 °C au stade 3 feuilles) fait apparaître de nettes différences de comportement entre F et W, différences qui se poursuivront après la fin du traitement. La croissance au froid de F est supérieure à celle de W. Durant ce traitement, le poids de matière sèche des parties aériennes et des racines de F augmente beaucoup plus que celui de W. L'action de la température basse favorise donc chez F une augmentation de la partie racinaire plus importante que celle des parties aériennes et le poids de racines de F devient alors supérieur à celui de W. L'analyse des contenus glucidiques met en évidence qu'au froid F double ses réserves, principalement sous forme de saccharose, alors que W accumule surtout de l'amidon (ROCHER et GREGORY, 1979). Ce fait peut être mis en relation avec une vitesse de croissance des parties aériennes inférieure au froid chez W. En ce qui concerne l'augmentation du poids de matière sèche des racines la différence de comportement entre F et W est encore plus accentuée : au froid W croît 6,4 fois moins que son témoin mais F seulement 1,3 fois moins que le sien. *Cette expression des résultats souligne à nouveau l'action préférentielle du froid au niveau de la partie racinaire pour F.*

Lors du retour à 22 °C, on constate (très nettement en ce qui concerne les parties aériennes, mais de façon moins prononcée pour les racines) un temps de latence (7 à 8 jours) avant la reprise de la croissance. Ce fait pourrait être en rapport avec un ralentissement de la migration des assimilats, dû à une accumulation glucidique au froid dont l'effet disparaît 10 jours après le retour à 22 °C (CRAWFORD et HUXTER, 1977).

La mesure de l'activité photosynthétique de la plante entière sous l'éclairement et à la température de croissance au cours du temps ne met pas en évidence de différence importante entre les 2 variétés. Cette activité rapportée à l'unité de surface foliaire est réduite des 2/3 environ durant le passage au froid. Pour caractériser le comportement vis-à-vis de la température de ces deux variétés il est donc nécessaire d'étudier ultérieurement, pour un même stade de croissance, l'activité photosynthétique en fonction de la température des maïs témoins et des maïs traités, tout d'abord sous l'éclairement de croissance puis sous des éclairements plus forts et plus faibles. Ces résultats peuvent alors permettre d'estimer les possibilités d'adaptation à la température de la plante étudiée (BIRD, CORNELIUS et KEYS, 1977; TEERI *et al.*, 1977; CLABAULT, 1978).

Des études concernant l'action de la température fraîche sur le Maïs et d'autres plantes, comme le Sorgho, ont été entreprises par TAYLOR et ROWLEY (1971), TAYLOR et CRAIG (1971), TAYLOR, SLACK et MC PHERSON (1974). Cependant les résultats obtenus sont difficilement comparables avec ceux présentés ici car la variété de maïs utilisée (« Wisconsin 575 ») était différente et cultivée sous un éclairement de 170 Wm^{-2} dans les radiations photosynthétiquement actives. Pour ces auteurs, dès le 3e jour à 10 °C des dommages très prononcés se manifestent extérieurement. L'activité photosynthétique est réduite de moitié le premier

jour du passage à 10 °C, puis baisse ensuite régulièrement pour être moins du quart à la fin du 3e jour. Les modifications ultrastructurales des chloroplastes apparaissent 24 h après le transfert des plantes à 10 °C et semblent terminées après 3 jours. Ces changements dans l'ultrastructure ne sont pas accompagnés par une profonde modification enzymatique : les activités de la PEP carboxylase et de l'adenylate kinase changent peu mais celles de la NADP malate déshydrogénase et de la pyruvate Pi dikinase sont diminuées (TAYLOR, SLACK et MC PHERSON, 1974).

D'après NOLAN et SMILLIE (1977), il semble que les plantes sensibles au froid comme *Vigna radiata* et le Maïs puissent être caractérisées par une modification de la structure et de l'activité enzymatique des membranes à partir d'une température seuil. Ces modifications n'existeraient pas chez une plante résistante : le Pois. L'existence de tels changements n'est pas nécessairement liée au degré de polyinsaturation des acides gras du chloroplaste. Il est difficile de conclure de manière certaine en raison de l'utilisation d'espèces différentes. D'autre part, l'influence du froid sur la synthèse des acides gras dans les racines de deux variétés de Luzerne, l'une très résistante et l'autre moins résistante au froid, a été entreprise par GRENIER *et al.* (1973). L'incorporation de l'acétate 1-^{14}C dans l'acide linoléique (acide gras majeur des lipides des racines) est très faible à 22 °C dans les racines des deux variétés. Le froid (1 °C) provoque une augmentation très importante de l'incorporation de l'acétate radioactif dans l'acide linoléique et la synthèse de cet acide est deux fois plus importante dans la variété résistante au froid que dans la variété moins résistante.

Sur le Sorgho, les travaux de TAYLOR et RAWLEY (1971) montrent que la valeur de l'éclairement de croissance est très importante. En effet, sous 50 Wm^{-2} après 3 jours à 10 °C, il n'y a pas de dommage, c'est-à-dire que la plante retrouve une activité photosynthétique normale 1 jour après son retour à 25 °C contrairement à ce qui se passe sous 170 Wm^{-2}. Il est logique de penser qu'il en est de même pour le Maïs.

La relation entre la vitesse de croissance (caractérisée par l'augmentation du poids de matière sèche) et l'activité photosynthétique n'est pas toujours nette chez le Maïs (FRIEND et HELSON, 1976; MOROT-GAUDRY *et al.*, 1976; SALE, 1977; VIETOR et MUSGRAVE, 1979). En effet, la production de matière sèche des parties aériennes des jeunes plantes reflète, non seulement l'activité photosynthétique, mais encore la respiration, les translocations et la mobilisation des réserves de la graine. L'effet vigueur-hybride est, par exemple, beaucoup plus marqué sur la surface foliaire que sur l'activité photosynthétique par unité de surface. La surface foliaire est presque doublée quand on passe des lignées aux hybrides (DERIFUX, KERREST et MONTALANT, 1973; DERIEUX, 1978). La vitesse de croissance est très liée à la température de l'apex, température qui peut être différente de celle des feuilles (BROUWER, KLEINENDORST et LOCHER, 1970; WATTS, 1972). Ce fait se produit généralement au stade jeune dans les conditions naturelles, mais non dans les conditions expérimentées ici.

Les racines ont un rôle important par leur croissance et leurs activités : capacité d'absorption et de transfert de l'eau et des éléments minéraux, synthèse de substances de croissance et lieu d'accumulation. Chez le Maïs, leur rôle a été évoqué par BROUWER (1963). Une étude tentant de relier l'absorption minérale et l'activité photosynthétique suivant la température à laquelle sont soumises les racines, température différente de celle des parties aériennes, est actuellement en cours.

Reçu pour publication en juin 1980.

Summary

The effect of cold temperature (10 °C) *on the growth rate and photosynthetic activity of the young plant stage of two early varieties of Maize*

In order to increase our understanding of the resistance and development of the Maize plant at low temperatures 2 early hybrids — one flint $F_7 \times F_2$,the other dent WH × WJ — were studied under appropriate conditions.

The control Maize plants were grown to the 7- leaf stage at 22 °C with 16 hours of light at 105 Wm^{-2} in a phytotron. The changes of the dry weight of the stem and leaves, the total leaf surface area, and the photosynthetic activity as functions of time are very similar for these 2 hybrids, although the rhythm of appearance of leaves is more rapid in WH × WJ. The principal difference between them rests in the quantity of roots produced (measured as a dry weight) which is always greater for WH × WJ. Treatment at low temperature, 10 days at 10 °C of the 3-leaf stage, considerably accentuates the differences. The effect observed is that the diminution of the rate growth of WH × WJ is far greater than that of $F_7 \times F_2$, and, in the latter, this is accompanied by an increase in the proportion of roots in relation to stem and leaves. The dry weight of the roots of $F_7 \times F_2$, in fact, becomes greater than that of WH × WJ. When returned to 22 °C, the difference between the growth rates is enlarged, permitting $F_7 \times F_2$ to catch up the control.

The photosynthetic activity measured on the whole plant as a function of time under the light and temperature conditions of growth, did not demonstrate any important differences between these 2 varieties : the activity for unit leaf surface area is approximately constant with time in both the 3-leaf and 7-leaf stages, and is, reduced equally by a factor of 2/3 during the cold period.

Different working hypotheses are proposed to explain the positive effect of low temperatures on the growth of $F_7 \times F_2$ on the basis of the photosynthetic responses as functions of light and temperature, the different absorption properties of the roots, and modifications of the membrane lipids.

Références bibliographiques

BIRD I. F., CORNELIUS M. K. et KEYS A. J., 1977. Effects of temperature on photosynthesis by maize and wheat. *J. exper. Bot.*, **28**, 519-524.

BLONDON F., 1968. *Facteurs externes et déterminisme floral d'un clone de* Dactylis glomerata *L.* Thèse de Doctorat d'Etat, CNRS AO 2522, Paris, 131 pages.

BLONDON F. et GALLAIS A., 1976. Influence de la température, de la valeur de l'éclairement et de la photopériode sur le développement de 4 génotypes de maïs. *Ann. Amélior. plantes*, **26**, 195-213.

BROUWER R., 1963. Some physiological aspects of the influence of growth factors in the root medium on growth and dry matter production. *Jaarb. Inst. biol. Onderz. Meded.*, 212-219, 11-30.

BROUWER R., KLEINENDORST A. et LOCHER J. Th., 1970. Growth response of maize plants to temperature. In : *Plant response to climatic factors*. UNESCO, Paris, 169-174.

CHAILLOU S., BLONDON F. et SCHEIDECKER D., 1976. Contribution à l'étude de l'action d'une température basse sur la croissance et l'alimentation minérale d'un hybride précoce de Maïs. *C.R. Acad. Agri.*, **62**, 714-724.

CHARTIER P., 1969. Assimilation nette d'une culture couvrante. II. La réponse de l'unité de surface de feuille. *Ann. Physiol. vég.*, **11**, 221-263.

CLABAULT G., 1978. *Etude écologique du Houx* (Ilex aquifolium *L.*). *Analyse stationnelle et étude écophysiologique de la photosynthèse*. Thèse de 3e cycle, Paris XI, 146 pages.

COURTIAL B., 1978. *Contribution à l'étude de l'action d'une température fraîche au stade jeune sur la croissance et l'activité photosynthétique de 2 hybrides simples de maïs*. D. E.A., Paris VI, CNRS Gif, 45 pages.

CRAWFORD R. M. M. et HUXTER T. J., 1977. Root growth and carbohydrate metabolism at low temperatures. *J. exp. Bot.*, **28**, 917-925.

DERIEUX M., KERREST R. et MONTALANT Y., 1973. Étude de la variabilité génétique de la surface foliaire et de l'activité photosynthétique de quelques hybrides de Maïs. *Ann. Amélior. plantes*, **23**, 95-107.

DERIEUX M., 1978. Étude de quelques facteurs d'adaptation du Maïs aux conditions climatiques du Nord de la France. *Ann. Amélior. plantes*, **28**, 529-566.

DUNCAN W. G., 1975. Maize. In : *Crop physiology — Some case histories* édité par L. T. Evans Cambridge University Press., 25-30.

FRIEND D. J. C. et HELSON U. A., 1976. Thermoperiodic effects on the growth and photosynthesis of wheat and other crop plants. *Bot. Gaz.*, **137**, 75-84.

GRENIER G., MAZLIAK P., TREMOLIERES A., WILLEMOT C., 1973. Influence du froid sur la synthèse des acides gras dans les racines de deux variétés de Luzerne, l'une très résistante et l'autre moins résistante au froid. *Physiol. Vég.*, **11**, 253-265.

JIMENEZ P., 1977. *Effets de différentes conditions de l'environnement sur le développement floral de deux génotypes de Maïs. En particulier, action rémanente de températures basses appliquées au stade jeune.* Thèse de Docteur-Ingénieur, Paris VI, 118 pages.

MOROT-GAUDRY J. F., BETHENOD O., CHARTIER M., CHARTIER P., 1976. Photosynthèse comparée d'un maïs normal et d'un maïs mutant opaque 2 (W $64A_{O_2}$). *Physiol. vég.*, **14**, 595-606.

NOLAN W. G., SMILLIE R. M., 1977. Temperature induced changes in hill activity of chloroplasts insolated from chilling-sensitive and chilling-resistant plants. *Plant Physiol.*, **59**, 1141-1145.

RAINGUEZ M., 1979. *Croissance et activité photosynthétique mesurée en continue de deux hybrides simples de Maïs : action d'une température fraîche appliquée au stade jeune.* D.E.A. Paris VI, CNRS Gif, 76 pages.

ROCHER J. P. et GREGORY N., 1979. Étude de l'action d'une température fraîche au stade jeune sur le métabolisme glucidique de deux hybrides simples de Maïs cultivés au phytotron. *Colloque ATP d'Orsay*, 22 Mars.

SALE P. J. M., 1977. Net carbon exchange rates of field grown crops in relation to irradiance and dry weight accumulation. *J. Plant Physiol.*, **4**, 555-570.

TAYLOR A. O. et CRAIG A. S., 1971. Plants under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplasts ultrastructure. *Plant Physiol.* **47**, 719-725.

TAYLOR A. O., ROWLEY J. A., 1971. Plants under climatic stress. I. Low temperature, high light effects on photosynthesis. *Plant Physiol.*, **47**, 713-718.

TAYLOR A. O., SLACK C. R., Mc PHERSON H. G., 1974. Plants under climatic stress. VI. Chilling and light effects on photosynthetic enzymes of Sorghum and Maize. *Plant Physiol.*, **54**, 696-701.

TEERI J. A., PATTERSON D. T., ALBERTE R. S., CASTELBERRY R. M., 1977. Changes in the photosynthetic apparatus of Maize in response to similated natural temperature fluctuations. *Plant Pathol.*, **60**, 370-373.

VIETOR D. M. et MUSGRAVE R. B., 1979. Photosynthetic selection of *Zea mays*. Part 2. The relation between carbon dioxide exchange and dry matter accumulation of Canopies of 2 hybrids. *Crop Sci.*, **19**, 70-75.

WATTS W. R., 1972. Leaf extension in *Zea mays*. II. Leaf extension in response to independent variation of temperature of the apical meristem, of the air around the leaves and the root-zone. *J. exp. Bot.*, **23**, 713-21.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 411-441

Sélection combinée et plans de croisements en amélioration des plantes

I. Éléments théoriques pour quelques plans équilibrés

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

La théorie de la sélection combinée sur valeurs individuelles et familiales ou simplement sur valeurs familiales est présentée d'une façon générale, pour différents plans de croisements (familles indépendantes, plan hiérarchisé, factoriels déconnectés, diallèles déconnectés), dans le cas de sélection sur un seul caractère et avec des dispositifs expérimentaux équilibrés. Le cas d'effectif variable par parcelle est examiné en annexe. Deux grands types de sélection sont étudiés : sélection sur les phénotypes et sélection sur descendances. Il est montré comment la multiplication végétative peut être introduite dans le test de la valeur génétique du matériel. La variation entre parcelles d'une même famille est aussi prise en considération. Pour chaque plan de croisement deux types de prévisions ont été réalisés, prévision de la valeur propre des unités mesurées et prévision de la valeur des enfants que les unités testées peuvent donner après intercroisement. Avec la sélection sur la base de la valeur phénotypique, les cas ou les individus retenus ne sont pas ceux qui ont été mesurés (mais des individus frères ou demi-frères) sont aussi considérés.

Introduction

L'amélioration des populations par sélection récurrente doit être l'axe principal d'une stratégie intégrée de sélection et de création de variétés (GALLAIS, 1977). Mais quelle que soit la méthode retenue, pour sa mise en œuvre, on se pose le problème de la valorisation de l'information recueillie pour l'appréciation de la valeur génétique du matériel. Selon les plans de croisements utilisés et le degré de contrôle de la parenté, le sélectionneur peut en effet disposer d'informations qui dépassent le niveau des unités sélectionnées. Des individus apparentés à un autre apportent une information sur la valeur de ce dernier de même que des caractères liés à autre caractère (fig. 1).

A titre d'exemple, pour une sélection individuelle phénotypique (sélection massale), si les descendants d'une même plante sont individualisés, le sélectionneur

peut utiliser l'information « familles » (valeurs des individus demi-frères par exemple) en plus de l'information « individus ». Avec un seul caractère mesuré, le « meilleur » choix individuel — au sens de celui entraînant le plus grand progrès génétique — sera obtenu par l'utilisation d'un index dans lequel les deux sources d'information (LUSH, 1947) seront pondérées par leurs héritabilités respectives. La sélection est dite *combinée* individu-famille. Elle se justifie surtout pour des caractères à héritabilité intermédiaire. Pour des caractères à faible héritabilité, il serait possible de se limiter à une sélection familiale et pour des caractères à forte héritabilité à une sélection individuelle. Mais, la sélection n'étant jamais « monocaractère », et portant sans doute sur des caractères à héritabilités très variables, il sera plus efficace de tenir compte de la structure familiale pour tous les caractères et ceci d'autant plus que la meilleure façon d'utiliser l'information

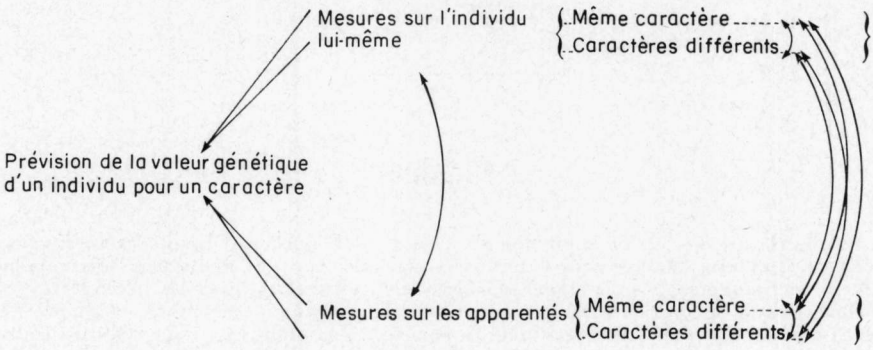


FIG. 1. — *Illustration des variables prédictrices de la valeur génétique d'un individu (valeur propre ou valeur de ses enfants).*

en considérant les liaisons entre caractères sera d'avoir recours à un index de sélection (GALLAIS, 1973).

D'une façon plus générale, le problème essentiel à résoudre est d'arriver à la meilleure prévision possible de la valeur génotypique des unités candidates à la sélection (individus ou familles), compte tenu de l'information disponible. Il peut s'agir de la valeur propre des unités (cas d'une sortie vers la création variétale) ou de la valeur de leurs enfants, c'est-à-dire leur Aptitude Générale à la Combinaison (cas de la sélection récurrente). Cette approche est classique pour l'amélioration des animaux (ROUVIER, 1969) et des arbres forestiers (BARADAT *et al.*, 1970, MENDIBOURE et BRUNET, 1975, CHRISTOPHE, 1978), elle l'est beaucoup moins pour l'amélioration des plantes de grande culture. Le but de cet article sera donc moins d'apporter des éléments nouveaux sur cette approche, que de contribuer à sa « vulgarisation » en tenant compte de certaines particularités de l'amélioration des plantes : dispositifs expérimentaux, plans de croisement, possibilité de multiplication végétative... Dans un autre article nous envisagerons une application à un cas particulier.

Limites de l'étude

1. *Méthode de sélection*

L'étude se situe essentiellement dans le cadre de la sélection récurrente en un seul lieu. Le but est d'arriver à prévoir la valeur propre ou la valeur des enfants des unités candidates à la sélection (individus ou familles) connaissant leur valeur phénotypique ou la valeur de leurs descendances.

Il peut donc s'agir d'une sélection récurrente phénotypique individuelle et familiale ou d'une sélection sur descendance, mais la sélection combinée pour la prédiction de la valeur des enfants présente surtout de l'intérêt pour le premier type de sélection. Dans la sélection sur descendances, la valeur génétique des enfants est en effet appréciée assez directement; toutefois si les plantes mères des descendances peuvent être groupées en familles, alors il sera encore possible d'avoir recours à la sélection combinée.

L'utilisation de la consanguinité est exclue, mais elle pourrait être facilement prise en considération, avec les mêmes principes que ceux qui seront utilisés. La consanguinité ne fait qu'affecter l'expression des covariances entre apparentés en fonction des composantes de la variance génétique.

2. *Les dispositifs*

Nous ne considérons que le cas de dispositifs expérimentaux en *blocs complets équilibrés*, avec un nombre constant d'individus par parcelle et un seul lieu ou milieu de sélection. De même, les plans de croisements seront toujours équilibrés. L'estimation des composantes de la variance en modèle aléatoire, avec dispositifs déséquilibrés, est en effet plus complexe, mais possible (SEARLE, 1971). Au niveau de la « prédiction », les composantes de la variance étant connues, un certain déséquilibre pourra être pris plus facilement en considération (effectif variable par parcelle). (voir Annexe, 2).

3. *Nature des plans de croisements*

Nous nous limiterons à ceux les plus classiquement utilisés en amélioration des plantes :

— plans à 1 voie, constitués d'un ensemble de familles indépendantes (par exemple familles de pleins frères, de demi-frères);

— plans à deux voies, ou il y a contrôle des apports maternel et paternel (mais sans considération des effets réciproques) plans hiérarchique, factoriel et diallèle.

Les plans à plus de 2 voies (COCKERHAM, 1963) ne seront pas considérés. Les principes présentés pour les plans à 2 voies pourront permettre d'adapter rapidement la théorie pour cette situation.

4. *Nombre de caractères sélectionnés*

La sélection portera sur un seul caractère. Il sera assez facile de passer à l'index de sélection sur plusieurs caractères en remplaçant les paramètres relatifs à un caractère par leur équivalent en écriture matricielle (ROUVIER, 1969; GALLAIS, 1973).

5. *Effets « phénotypiques »*

Il est supposé que :

— la multiplication végétative, si elle est utilisée n'affecte pas la valeur d'un génotype;

— Les phénotypes des individus d'un peuplement sont indépendants entre eux (absence de compétition). Cependant s'il s'agit de prévoir la valeur de familles — et non d'individus — en conditions de compétition, il suffit de situer l'hypothèse d'indépendance au niveau des phénotypes de familles, ce qui est une hypothèse moins forte.

Principe de la méthode

D'une façon générale deux étapes peuvent être distinguées :

— l'estimation des composantes de la variance associées au plan de croisements utilisé (celles-ci pourraient d'ailleurs avoir une origine extérieure au plan utilisé pour faire la prédiction des valeurs génétiques);

— la « construction » du prédicteur de la valeur des unités en fonction de l'information disponible.

Dans la théorie générale de l'analyse de variance, modèle à effets aléatoires, ces deux étapes n'en forment d'ailleurs qu'une. Nous nous intéresserons cependant surtout à la seconde.

La prédiction de la valeur propre d'un génotype individuel ou de celle de ses enfants s'obtiendra par régression linéaire sur les observations des phénotypes. Nous noterons par P les variables prédictrices et par Y la variable à prévoir. Celle-ci sera remplacée par G pour la prédiction de la valeur propre et par A pour la prédiction de la valeur de ses enfants.

L'hypothèse à la base de cette régression est que la variable à prévoir et l'ensemble des variables prédictrices appartiennent à une distribution multivariable normale.

Les variables Y et P étant centrées, nous écrivons donc, sous forme matricielle, avec mesure d'un seul caractère :

$$\hat{Y} = \underline{\beta}'\underline{P} \qquad (1)$$

Y étant la variable à prévoir, $\hat{Y}$ est son estimation connaissant $\underline{P}$, le vecteur colonne des variables prédictrices (valeur phénotypique de l'individu dont on cherche la valeur génétique et valeurs phénotypiques de ses apparentés); $\underline{\beta}$ est le vecteur colonne des cœfficients de régression multiple.

Dans le cas général :

$$\underline{\beta}' = \underline{\underline{W}}\,\underline{\underline{P}}^{-1}$$

$\underline{\underline{W}}$ étant la matrice des variances-covariances génétiques ($\underline{\underline{W}} = E(\underline{Y}\,\underline{P}') = E(\underline{Y}\,\underline{Y}')$) (réduite à une ligne dans le cas de sélection sur un seul caractère) et $\underline{\underline{P}}$ la matrice des variances phénotypiques ($\underline{\underline{P}} = E(\underline{P}\,\underline{P}')$).

L'équation de prédiction (1) peut être considérée comme un index de sélection.

Le choix de dispositifs équilibrés permettra de retenir des *variables prédictrices indépendantes* (ce seront les estimations des effets fixes du modèle relatif au plan du croisement utilisé). $\underline{\underline{P}}$ devient alors une matrice diagonale et chaque cœfficient de régression multiple se réduit au cœfficient de régression de la variable à prévoir sur la variable prédictrice. Il y aura ainsi *additivité des différentes sources d'information.* Des prédicteurs indépendants peuvent aussi exister pour d'autres dispositifs par exemple dans une répétition complète pour les essais en blocs incomplets, partiellement équilibrés (P. VINCOURT, communication personnelle).

Il apparaît donc au numérateur de ces cœfficients de régression des covariances entre les valeurs Y à prévoir et les variables prédictrices P, et au dénominateur la variance des variables P. Pour l'application, ces quantités seront remplacées par leurs estimations. Le problème est alors d'obtenir ces estimations.

Les variances des variables prédictrices seront déduites directement de l'analyse de variance, à partir de l'estimation des espérances des carrés moyens. Pour estimer les covariances entre la variable à prévoir et les variables prédictrices, celles-ci peuvent être traduites en paramètres génétiques : variance génotypique totale et covariances entre apparentés. Selon la situation, certains de ces paramètres seront estimables directement, mais pour d'autres, il faudra avoir recours à des hypothèses sur les effets génétiques (par exemple absence d'épistasie).

A partir de l'expression théorique des valeurs prévues $\hat{Y}$, il sera possible de déduire l'expression du progrès génétique pour les différents types de sélection combinée envisagés. Ainsi avec une intensité de sélection i la moyenne des valeurs centrées $\hat{Y}$ changera d'une quantité ΔG_S telle que :

$$\Delta G_S = i\sigma_{\hat{Y}}$$

$\sigma_{\hat{Y}}$ représentant l'écart-type des valeurs $\hat{Y}$.

S'il s'agit de prévoir la valeur des unités sélectionnées, ΔG_S représente directement le progrès génétique. S'il s'agit de prévoir la valeur moyenne des enfants des unités selectionnées, le progrès génétique d'une génération n de moyenne μ à une génération $n+1$ sera tel que :

$$\Delta G = (\mu_{n,1} - \mu_n) + \Delta G_S$$

$\mu_{n,1}$ représentant la moyenne de la génération $n+1$ en l'absence de sélection. Si le système de reproduction n'affecte pas la moyenne (en l'absence d'épistasie et de consanguinité), ΔG_S représente alors directement le progrès génétique en un cycle de sélection.

Cependant, dans le cas général, pour deux méthodes de sélection, utilisant le même système de reproduction pour passer de la génération n à la génération $n+1$, la différence des progrès génétiques ne sera fonction que des quantités ΔG_S. Il suffit donc de comparer ces quantités, selon la valeur des paramètres liés au dispositif de test, pour préciser l'efficacité relative des différentes méthodes

de sélection combinée. Cette comparaison *a priori*, ou *a posteriori* selon les valeurs observées des paramètres, ne sera pas envisagée dans le cadre de cet article.

Dans ce qui suit nous nous limitons à donner les expressions théoriques des cœfficients de régression ainsi que les relations qui existent entre les paramètres à estimer et ceux donnés par l'analyse de variance du plan de croisement. Le principe des calculs conduisant aux expressions théoriques des cœfficients de ré-régression avec la variable Y est donné en annexe (Annexe 1) pour la sélection combinée individu-famille.

1. — La sélection combinée individu-famille sur valeurs phénotypiques

Il peut s'agir de familles pleins-frères ou de familles demi-frères; dans ce cas nous supposerons que le nombre de plantes croisées à un même parent est grand, de telle sorte qu'il s'agisse de vrais demi-frères. De plus, les familles seront supposées indépendantes (pas d'apparentement entre elles).

Les principes généraux pourront aussi s'appliquer à des familles issues d'autofécondation.

1.1. — *Expression générale de l'index*

Structure de l'expérience et modèle d'analyse

Les familles sont réparties dans un essai à b répétitions avec n individus par parcelle. Le modèle de décomposition de la valeur phénotypique d'un individu k du bloc j de la famille i est alors le suivant, en supposant l'absence d'interaction familles $\times$ répétitions :

$$P_{ijk} = \mu + F_i + b_j + C_{ij} + E_{ijk} \qquad (2)$$

F_i effet famille aléatoire de variance σ^2_F

b_j effet bloc fixe

C_{ij} effet milieu commun aux individus d'une même parcelle ij; aléatoire de variance σ^2_p.

E_{ijk} résidu au niveau d'un individu k d'une parcelle ij, de variance σ^2 ou variance intraparcellaire, renfermant une partie génétique ($\sigma^2_G - \sigma^2_F$) et une partie milieu σ^2_f.

Toutes les aléatoires sont supposées indépendantes. En particulier covE_{ijk} $E_{ijk'} = 0$, ce qui sera faux dans le cas de compétition entre individus.

TABLEAU I

Analyse de variance et espérance des carrés moyens d'un essai bloc avec des familles et mesures au niveau individuel

Source de variation	degrés de liberté	carré moyen	espérance des carrés moyens
Familles	$(f - 1)$	CM_F	$\sigma^2 + n\sigma^2_p + bn\sigma^2_F$
Familles $\times$ répétitions	$(f - 1)(b - 1)$	CM_p	$\sigma^2 + n\sigma^2_p$
Résidu	$fb(n - 1)$	CM_e	σ^2

Analyse de variance (table 1)

Elle permet d'estimer σ^2, σ^2_p, σ^2_F.

La variance génétique entre familles peut être exprimée sous forme d'une covariance entre individus d'une même famille : cov $P_{ij}\ P_{ij'} = \sigma^2_F$

Variables prédictrices

Les variables prédictrices qui peuvent être retenues sont indiquées dans le tableau 2. Elles ont l'avantage d'être indépendantes les unes des autres.

TABLEAU 2

Les variables prédictrices utilisées et leur signification pour la sélection combinée individu-famille

Variable prédictrice (vecteur P)	Cœfficient associé (vecteur β)	Signification
$\hat{F}_i = P_{i..} - P_{...}$	β_1	Sélection entre familles,
$\hat{C}_{ij} = P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...}$ . . .	β_2	Sélection entre parcelles d'une même famille, l'effet répétition étant éliminé,
$\hat{E}_{ijk} = P_{ijk} - P_{ij.}$	β_3	Sélection entre individus dans une même parcelle,

L'équation de prédiction de la valeur Y_{ijk} s'écrit :

$$Y_{ijk} - E(\hat{Y}_{ijk}) = \beta_1 \hat{F_i} + \beta_2 \hat{C_{ij}} + \beta_3 \hat{E_{ijk}}$$

Cœfficients de régression (compte tenu du fait que cov $P_{ijk}\,Y_{ijk'} = \text{cov}\ P_{ijk}Y_{ij'k'}$)

• *Expression générale*

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ij'k} + (1/bn)\ (\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk} - \text{cov}\ P_{ijk}Y_{ij'k'})\}\ /E(CM_F/bn)\\
\beta_2 &= \{\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk} - \text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk'}\}\ /E(CM_p)\\
\beta_3 &= \{\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk} - \text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk'}\}\ /E(CM_e)
\end{aligned}\right\} \quad (3)$$

Pour obtenir les estimations de ces cœfficients, les covariances du type cov PY et les espérances des carrés moyens seront remplacées par leurs estimations. Ces dernières sont directement données par l'analyse de variance. Quant aux covariances cov PY leurs estimations dépendent de la situation considérée.

• *Prédiction de la valeur génotypique des individus* (Y = G)

Les 3 covariances (cov $P_{ijk}G_{ijk}$, cov $P_{ijk}G_{ijk'}$, cov $P_{ijk}G_{ij'k'}$) sont des covariances entre apparentés dans la génération de sélection, et représentent respectivement les covariances d'un individu avec lui-même, entre individus pleins frères

(ou demi-frères) d'une même parcelle et entre individus pleins frères (ou demi-frères) de parcelles différentes. D'où :

cov $P_{ijk}G_{ijk} = \sigma^2_G$ variance génétique totale

cov $P_{ijk}G_{ijk'}$ = cov P_{ijk} $G_{ij'k'}$ cov FS (ou cov HS) covariance génotypique entre individus pleins frères (ou demi-frères)

d'où pour des familles de pleins frères :

$$\left.\begin{aligned} \beta_1 &= \{\text{cov FS} + (1/bn)\,(\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/E(CM_F/bn) \\ \beta_2 &= (\sigma^2_G - \text{cov FS})/E(CM_p) \\ \beta_3 &= \{\sigma^2_G - \text{cov FS}\}/E(CM_e) \end{aligned}\right\} \quad (4)$$

Pour estimer les cœfficients β_1, β_2, β_3, il faut alors estimer σ^2_G et cov FS (ou cov HS) et introduire ces estimations dans les formules ci-dessus. Le plan de croisement et la structure expérimentale retenus permettent de n'estimer que cov FS (ou cov HS). En effet, cov FS ou cov HS représente la variance entre familles qui peut être estimée par l'analyse de variance. σ^2_G doit être estimée de façon indépendante.

$$\text{cov FS} = 1/2\ \sigma^2_A + 1/4\ \sigma^2_D,\ \text{cov HS} = 1/4\ \sigma^2_A$$

et $$\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D$$

il faut que $\sigma^2_G \geqslant 2$ cov FS avec des familles de pleins frères et $\sigma^2_G \geqslant 4$ cov HS avec des familles de demi-frères. Avec une certaine idée de l'héritabilité, au sens large, du caractère étudié on pourra aussi déduire σ^2_G de l'estimation de σ^2_P donnée par l'analyse des composantes de la variance. Nous verrons plus loin des dispositifs de sélection qui permettront soit d'estimer directement σ^2_G (si clonage possible) soit d'estimer les composantes d'additivité et de dominance dans le cas de diploïdie.

• *Prédiction de la valeur des enfants* (Y = A)

Les valeurs Y sont à remplacer par les valeurs à prévoir A. A_{ijk} représente la valeur attendue des enfants du génotype G_{ijk}. Donc cov P_{ijk} A_{ijk} représente la covariance parent-enfant quel que soit le type de familles considéré; elle sera

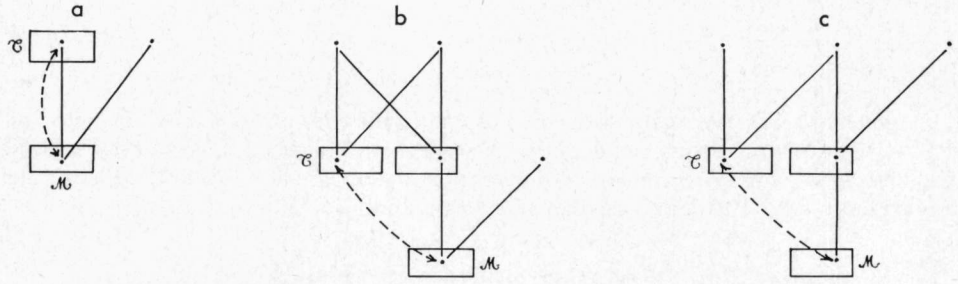


FIG. 2. — *Illustration des principales covariances entre apparentés qui interviennent dans la prédiction de la valeur des enfants des unités candidates à la sélection.* $\mathcal{T}$ représente le test des unités et $\mathcal{M}$ l'opération par intercroisement des unités sélectionnées. (*a*) relation parent-enfant (PO), (*b*) relation oncle-neveu (UN), (*c*) relation demi-oncle-neveu (HUN).

notée cov PO (*). Par contre pour les covariances cov P_{ijk} $A_{ijk'}$, qui sont égales aux covariances cov P_{ijk} $A_{ijk'}$, il faut tenir compte du type de familles. Pour des familles de pleins frères, il s'agit d'une covariance oncle-neveu qui sera notée cov UN (uncle-nephew) (*), par contre pour des familles de demi-frères il s'agit d'une covariance demi-oncle-neveu (half uncle-nephew) (*) et elle sera notée cov HUN. La figure 2 illustre les parentés en cause.

Dans le cas de familles pleins frères, nous aurons donc d'après (3) et en remarquant qu'il suffit de remplacer σ^2_G par cov PO et cov FS par cov UN dans les formules (4) :

$$\left.\begin{aligned} \beta_1 &= \{\text{cov UN} + (1/nb)\,(\text{cov PO} - \text{cov UN})\}/\text{E}(\text{CM}_\text{F}/bn) \\ \beta_2 &= \{(\text{cov PO} - \text{cov UN})\}/\text{E}(\text{CM}_p) \\ \beta_3 &= \{\text{cov PO} - \text{cov UN}\}/\text{E}(\text{CM}_e) \end{aligned}\right\} \quad (5)$$

Il suffit de remplacer cov UN par cov HUN pour avoir les formules correspondantes dans le cas de sélection sur des familles de demi-frères. Aucune des covariances entre apparentés ne peut être estimée directement à partir du dispositif, sans hypothèses génétiques. Supposons l'absence d'épistasie :

$$\left.\begin{aligned} \text{cov PO} &= 1/2\ \sigma^2_\text{A} \\ \text{cov UN} &= 1/4\ \sigma^2_\text{A} \\ \text{cov HUN} &= 1/8\ \sigma^2_\text{A} \end{aligned}\right\} \quad (6)$$

Il suffit donc de connaître la variance additive pour prévoir ces covariances, or le dispositif de test permet de n'estimer que :

$$\text{cov FS} = 1/2\ \sigma^2_\text{A} + 1/4\ \sigma^2_\text{D} \text{ ou cov HS} = 1/4\ \sigma^2_\text{A}$$

Avec des familles de pleins frères, en présence de dominance, il sera donc impossible d'en déduire la variance additive. Il faudra alors avoir une estimation indépendante ou faire l'hypothèse d'absence de dominance. Par contre avec des familles de demi-frères, il sera possible de déduire la variance additive de la variance entre familles : $\sigma^2_\text{F} = 1/4\ \sigma^2_\text{A}$.

En fonction de la variance additive, les expressions des cœfficients de régression sont données au tableau 3.

TABLEAU 3

Expression des cœfficients de régression dans le cas de sélection récurrente combinée individu-famille

Variable	Cœfficient	Familles pleins frères	Familles demi-frères
$\hat{\text{F}}_i$	β_1	$((1 + bn)/4bn)\ \sigma^2_\text{A}/\text{E}(\text{CM}_\text{F}/bn)$	$((3 + bn)/8bn)\,\sigma^2_\text{A}/\text{E}(\text{CM}_\text{F}/bn)$
$\hat{\text{C}}_{ij}$	β_2	$(1/4)\sigma^2_\text{A}/\text{E}(\text{CM}_p)$	$(3/8)\sigma^2_\text{A}/\text{E}(\text{CM}_p)$
$\hat{\text{E}}_{ijh}$	β_3	$(1/4)\sigma^2_\text{A}/\text{E}(\text{CM}_e)$	$(3/8)\sigma^2_\text{A}/\text{E}(\text{CM}_e)$

(*) par souci d'une notation assez internationale, nous avons adopté les initiales des mots anglaié utilisés pour qualifier la parenté, bien que les parentés oncle-neveu et demi-oncle-neveu n'aient jamais éts introduites dans ce type d'étude.

1.2. — *La sélection combinée individu-famille avec clonage des individus*

Cette situation peut se rencontrer chez toutes les espèces à multiplication végétative, avec reproduction sexuée possible (arbres fruitiers, vigne, arbustes ornementaux, pomme de terre?, canne à sucre...). Nous avons supposé pour simplifier que le clonage n'introduit pas de variation supplémentaire.

Nous allons considérer à titre d'exemple un dispositif particulier à b répétitions, n génotypes (enfants) par parcelle, chaque génotype étant cloné en b unités de telle sorte que toutes les parcelles d'une famille aient en fait les mêmes génotypes. Dans ce cas le modèle pour une valeur phénotypique de l'éclat k, de l'individu j de la famille i est le suivant (toujours avec l'hypothèse d'absence d'interaction famille × répétitions).

$$P_{ijk} = \mu + F_i + b_k + C_{ik} + W_{ij} + E_{ijk} \qquad (7)$$

F_i effet famille aléatoire de variance σ^2_F
b_k effet répétition fixe
C_{ik} effet milieu commun aux individus d'une même parcelle de variance σ^2_p
W_{ij} effet génétique spécifique à l'individu j dans la famille i de variance $\sigma^2_{WG} = \sigma^2_G - \sigma^2_F$
E_{ijk} effet milieu spécifique aux individus d'une même parcelle de variance σ^2_f

L'analyse de variance qu'il est possible de faire est donnée tableau 4.

TABLEAU 4

Analyse de variance et espérance des carrés moyens d'un essai blocs avec des familles et clonage des individus, de telle sorte que chaque parcelle ait les mêmes génotypes (un seul clone par génotype et par parcelle).

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Espérance des carrés moyens
Familles	$(f - 1)$	CM_F	$\sigma^2_f + n\sigma^2_p + b(\sigma^2_G - \sigma^2_F) + bn\sigma^2_F$
Individu/familles . . .	$f(n - 1)$	$CM_{I/F}$	$\sigma^2_f + b(\sigma^2_G - \sigma^2_F)$
Familles × répétitions .	$(f - 1)(b - 1)$	CM_p	$\sigma^2_f + n\sigma^2_p$
Résiduelle	$f(n - 1)(b - 1)$	CM_e	σ^2_f

L'estimation des composantes de la variance conduit donc à estimer σ^2_F, σ^2_G, σ^2_p et σ^2_f soit une composante de plus que précédemment (σ^2_G). L'estimation de σ^2_G permettra donc de calculer les cœfficients de régression de l'index, dans le cas de sélection individuelle, sans avoir recours à des estimations « extérieures » au dispositif.

Pour réaliser la prédiction des valeurs Y, les variables prédictrices utiles sont alors les suivantes :

$$\hat{F}_i = P_{i..} - P_{...}$$
$$\hat{W}_{ij} = P_{ij.} - P_{i..}$$

En effet, les autres paramètres du modèle C_{ik} et E_{ijk} n'apporteraient aucune information génétique : les différences entre parcelles d'une même famille et celles entre individus d'un même génotype, ne peuvent avec les hypothèses faites, qu'être dues au milieu.

D'une façon générale, nous aurons donc, en notant β_1 le cœfficient de régression associé à F_i et β_3 celui associé à $\hat{W}_{ij}$:

$$\left.\begin{aligned}\beta_1 &= \{\text{cov } P_{ijk}\, Y_{ij'} + (1/n)\,(\text{cov } P_{ijk}\, Y_{ij} - \text{cov } P_{ijk}\, Y_{ij'})\}/E(CM_F/bn)\\ \beta_3 &= \{\text{cov } P_{ijk}\, Y_{ij} - \text{cov } P_{ijk}\, Y_{ij'}\}/E(CM_{I/F}/b)\end{aligned}\right\} \quad (8)$$

Dans le cas de sélection d'individus pour leur valeur propre, avec des familles pleins frères, le cœfficient de la variable prédictrice $\hat{F}_i$ sera donc :

$$\beta_1 = \{\text{cov FS} + (1/n)\,(\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/E(CM_F/bn)$$

et pour la variable $\hat{W}_{ij}$:

$$\beta_3 = (\sigma^2_G - \text{cov FS})/E(CM_{I/F}/b) \quad (9)$$

Dans le cas de sélection avec des familles de demi-frères, il suffit de remplacer cov FS par cov HS.

Toutes les composantes peuvent être estimées à partir de l'analyse de dispositif de sélection.

Dans le cas où il s'agit de prévoir la valeur des enfants que pourra donner un génotype, cov $P_{ijk}\, Y_{ij}$ représente toujours la covariance parent-enfant et cov $P_{ijk}\, Y_{ij'}$ la covariance oncle-neveu (familles pleins frères) ou demi-oncle-neveu (familles demi-frères). En l'absence d'épistasie, ces covariances ne sont fonction que de la variance additive (formules (6)), d'où les cœfficients du tableau 5. En

TABLEAU 5

Les coefficients de l'index de sélection combinée individu-famille lorsqu'il y a clonage des individus

Variable	Cœfficient	Familles pleins frères	Familles demi-frères
$\hat{F}_i$	β_1	$((1+n)/4n)\,\sigma^2_A/E(CM_F/bn)$	$(3+n)/8n)\sigma^2_A/E(CM_F/bn)$
$\hat{W}_{ij}$	β_3	$(1/4)\sigma^2_A/E(CM_{I/F}/b)$	$(3/8)\sigma^2_A/E(CM_{I/F}/b)$

l'absence d'épistasie le dispositif permet d'estimer la variance additive, même avec des familles de pleins frères. En effet dans ce cas, il est possible de disposer de deux équations :

$$\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D$$

et

$$\text{cov FS} = 1/2\ \sigma^2_A + 1/4\ \sigma^2_D$$

Il suffit alors de remplacer σ^2_A et les espérances des carrés moyens par leurs estimations dans les formules du tableau 5 pour avoir les estimations des cœfficients de l'index.

Dans la situation ou il y aurait un seul génotype par parcelle, représenté

par c clones, avec une répartition au hasard dans le bloc des n génotypes d'une même famille, les résultats qui précèdent sont encore valables en remplaçant l'expression de $E(CM_{I/F}/b)$ par :

$$(\sigma^2_G - \text{cov FS}) + (1/b)\sigma^2_p + (1/bc)\sigma^2_f$$

et celle de $E(CM_F/bn)$ par :

$$\text{cov FS} + (1/n)(\sigma^2_G - \text{cov FS}) + (1/bn)\sigma^2_p + (1/bcn)\sigma^2_f$$

1.3. — *Cas de la sélection familiale*

Plusieurs situations sont à distinguer :

a) les mesures ne sont réalisées qu'au niveau familial et ce sont les individus mesurés des familles sélectionnées qui seront retenus;

b) les mesures ne sont réalisées qu'au niveau familial mais ce sont des individus frères ou demi-frères de ceux mesurés qui seront retenus, pour les familles sélectionnées (réserve de graines);

c) les mesures sont réalisées au niveau individuel, mais ce sont là encore des individus frères ou demi-frères de ceux qui seront retenus.

Dans la situation (*a*) seules peuvent être utilisées les variables prédictrices $\hat{F}_i$ et $\hat{C}_{ij}$ et les cœfficients $\hat{\beta}_1$ et $\hat{\beta}_2$ sont inchangés.

Les situations (*b*) et (*c*) reviennent au même et seule peut être utilisée la variable prédictrice $\hat{F}_i$; dans le cas d'un seul caractère il n'y a pas d'autre information à utiliser : le classement des valeurs prévues des familles (ou de leurs enfants) sera le même que le classement selon la variable prédictrice. Ce n'est plus vrai dans le cas ou l'on combine l'information de plusieurs caractères.

Prédiction de la valeur génétique des familles

• *Les individus sélectionnés participent à la valeur des familles :*

L'expression du cœfficient β_1 est celle donnée en (4) pour des familles de pleins frères.

• *Les individus sélectionnés ne participent pas à la moyenne des familles :*

On a alors, σ^2_F représentant la variance génétique entre familles :

$$\beta_1 = \sigma^2_F / E(MC_F/bn)$$

ce qui représente l'héritabilité entre familles.

Prédiction de la valeur des enfants des familles

• *Les individus sélectionnés participent à la valeur des familles*

L'expression du cœfficient β_1 est celle donnée en (5) pour des familles de pleins frères.

• *Les individus selectionnés ne participent pas à la moyenne des familles :*

On a alors pour des familles de pleins frères :

$$\beta_1 = \text{cov UN} / E(CM_F/bn)$$

2. — La sélection combinée sur valeurs phénotypiques dans les plans de croisement à 2 facteurs

Nous appelons plan de croisement à 2 facteurs, selon la terminologie de COCKERHAM (1963), les plans où l'on contrôle les croisements avec plusieurs niveaux par sexe, c'est-à-dire qu'il y a un facteur mâle et un facteur femelle. Dans cette catégorie entrent les plans hiérarchiques, les plans factoriels et les plans diallèle. En nous plaçant dans une perspective de sélection récurrente, nous considérerons que les 2 derniers types de plans seront en fait formés par une série de petits plans déconnectés, afin de faciliter le contrôle de la parenté (GALLAIS, 1977).

Cette famille de dispositifs permettra donc d'estimer deux types de covariance entre apparentés (cov HS et cov FS) d'où il sera possible de déduire, avec l'hypothèse d'absence d'épistasie, les composantes d'additivité et de dominance qui pourront permettre une estimation de la variance génétique totale. Les dispositifs expérimentaux considérés seront toujours du type blocs complets équilibrés. Enfin si la sélection se fait au niveau de familles de pleins frères (hybrides simples entre plantes non consanguines, par exemple, en vue d'une sortie vers la création variétale) elle pourra aussi être combinée familles pleins frères-familles de demi-frères.

Ayant présenté en détail la méthode de calcul pour la sélection combinée individu-famille, nous donnerons ici directement les résultats pour les différentes méthodes. Pour simplifier, nous considérerons qu'il n'y a pas d'effet réciproques.

2.1. — *Sélection avec plan hiérarchique*

2.1.1. *Prédiction avec les valeurs individuelles et familiales*

Modèle

Nous considérerons qu'une plante i est croisée à f plantes j et qu'il y a n descendants par croisement. Le modèle de décomposition de la valeur phénotypique d'un individu l, de la répétition k de la famille ij est alors le suivant, en l'absence d'interaction familles × répétitions :

$$P_{ijkl} = \mu + F_i + M_{ij} + b_k + C_{ijk} + E_{ijkl} \qquad (10)$$

F_i effet du parent commun i, aléatoire de variance σ^2_F

M_{ij} effet du parent j associé à i, aléatoire de variance $\sigma^2_{M/F}$

C_{ijk} effet milieu commun aux individus d'une même parcelle de variance σ^2_p

E_{ijkl} effet spécifique à un individu l dans une parcelle donnée ijk, d'origine génétique et environmentale, de variance $\sigma^2 = \sigma^2_{W_G} + \sigma^2_f$
($\sigma^2_{W_G}$ variance intraparcellaire d'origine génétique et σ^2_f variance milieu intraparcellaire).

Analyse de variance

L'analyse de variance est donnée au tableau 6.

TABLEAU 6

Analyse de variance du plan hiérarchique

Source de variation	Degré de liberté	Carré moyen	Espérance carrés moyens
Parent commun	$(f - 1)$	CM_F	$\sigma^2 + n\sigma_p^2 + nb\sigma_{M/F}^2 + mnb\sigma_2$
Parent variable/parent commun	$f(m - 1)$	$CM_{M/F}$	$\sigma^2 + n\sigma_p^2 + nb\sigma_{M/F}^2$
(Parent variable/parent commun) × répétitions	$f(m - 1)(b - 1)$	CM_p	$\sigma^2 + n\sigma_p^2$
Résiduelle	$fbm(n - 1)$	CM_e	σ^2

Relations entre composantes de la variance et covariance entre apparentés

$$\sigma_F^2 = \text{cov HS}$$
$$\sigma_{M/F}^2 = \text{cov FS} - \text{cov HS}$$

Il sera donc possible d'estimer les 2 types de covariances cov HS et cov FS, d'où l'on déduira en l'absence d'épistasie la variance génétique totale et la variance génétique intraparcellaire :

$$\text{cov FS} - \text{cov HS} = 1/4\ \sigma_G^2$$
$$\sigma_{W_G}^2 = \sigma_G^2 - \text{cov FS}$$

Les variables prédictrices (tabl. 7)

TABLEAU 7

Les variables prédictrices relatives au plan hiérarchisé.

Variable prédictrice (vecteur P)	Cœfficient associé (vecteur β)	Type de sélection associé
$\hat{F}_i = P_{i\ldots} - P_{\ldots\ldots}$	β_1	Sélection entre familles demi-frères
$\hat{M}_{ij} = P_{ij\ldots} - P_{i\ldots}$	β_2	Sélection entre familles pleins frères ayant un parent commun
$\hat{C}_{ijk} = P_{ijk\cdot} - P_{ij\ldots} - P_{i\cdot k\cdot} + P_{i\ldots}$. ou $P_{ijk\cdot} - P_{ji\ldots} - P_{\ldots k\cdot} + P_{\ldots\ldots}$ (*) .	β_3	Sélection entre parcelles d'une même familles de pleins frères
$\hat{E}_{ijk} = P_{ijk\mathfrak{L}} - P_{ijk\cdot\mathfrak{L}}$	β_4	Sélection entre individus d'une parcelle de pleins frères

(*) Cette expression résulte du regroupement des effets familles × répétitions et parent commun × répétition, ce qui est justifié avec l'hypothèse d'absence d'interaction avec les répétitions.

Cœfficients de régression

• *Prédiction des valeurs génotypiques propres*

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{\text{cov HS} + (1/m)\,(\text{cov FS} - \text{cov HS}) \\
&\qquad + (1/bmn)\,(\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/E(CM_F/bmn) \\
\beta_2 &= \{(\text{cov FS} - \text{cov HS}) + (1/bn)\,(\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/E(CM_{M/F}/bn) \\
\beta_3 &= (\sigma^2_G - \text{cov FS})/E(CM_p) \\
\beta_4 &= (\sigma^2_G - \text{cov FS})/E(CM_e)
\end{aligned}\right\} \quad (11)$$

cov HS et cov FS sont estimées directement et σ^2_G est déduite de ces estimations avec l'hypothèse d'absence d'épistasie. L'introduction de la multiplication végétative selon le dispositif précédent permettrait d'estimer directement σ^2_G.

• *Prédiction de la valeur des enfants*

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{\text{cov HUN} + (1/m)\,(\text{cov UN} - \text{cov HUN}) \\
&\qquad + (1/bmn)\,(\text{cov PO} - \text{cov UN})\}/E(CM_F/bmn \\
\beta_2 &= \{(\text{cov UN} - \text{cov HUN}) \\
&\qquad + (1/bn)\,(\text{cov PO} - \text{cov UN})\}/E(CM_{M/F}/bn) \\
\beta_3 &= \{\text{cov PO} - \text{cov UN}\}/E(CM_p) \\
\beta_4 &= (\text{cov PO} - \text{cov UN})/E(CM_e)
\end{aligned}\right\} \quad (12)$$

Soit en fonction de σ^2_A d'après (6)

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{(2 + bn + bmn)/8bmn\}\sigma^2_A/E(CM_F/bmn) \\
\beta_2 &= \{(2 + bn)/8bn\}\sigma^2_A/E(CM_{M/F}/bn) \\
\beta_3 &= (1/4)\sigma^2_A/E(CM_p) \\
\beta_4 &= (1/4)\sigma^2_A/E(CM_e)
\end{aligned}\right\} \quad (13)$$

Cas où il y a clonage des individus

S'il y a clonage des individus selon le dispositif déjà envisagé, alors l'analyse de variance permet d'estimer une composante de plus (individus/familles de pleins frères) et la résiduelle se réduit à σ^2_f, composante uniquement due au milieu. Les variables prédictrices utiles seront alors :

$$\begin{aligned}
\hat{F}_i &= P_{i\ldots} - P_{\ldots} \\
\hat{M}_{ij} &= P_{ij.} - P_{i\ldots} \\
\hat{W}_{ijk} &= P_{ijk} - P_{ij.}
\end{aligned}$$

auxquelles sont associés respectivement les cœfficients de régression β_1, β_2, β_3.

• *Prédiction des valeurs génotypiques propres*

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{\text{cov HS} + 1/m(\text{cov FS} - \text{cov HS}) \\
&\qquad + (1/mn)\,(\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/E(CM_F/bmn) \\
\beta_2 &= \{(\text{cov FS} - \text{cov HS}) + (1/n)\,(\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/E(CM_{M/F}/bn) \\
\beta_3 &= (\sigma^2_G - \text{cov FS})/E(CM_W/b)
\end{aligned}\right\} \quad (14)$$

• *Prédiction de la valeur des enfants*

$$\left.\begin{aligned}\beta_1 &= \{(2+n+mn)/8mn\}\sigma^2_A/E(CM_F/bmn)\\ \beta_2 &= \{(2+n)/8n\}\sigma^2_A/E(CM_{M/F}/bn)\\ \beta_3 &= (1/4)\sigma^2_A/E(CM_W/b)\end{aligned}\right\} \quad (15)$$

Dans cette situation l'estimation de σ^2_G (grâce au clonage) permet toutefois avec les estimations de cov HS et de cov FS de tenir compte d'une composante de l'épistasie (σ^2_{AA} par exemple) :

$$\begin{aligned}\sigma^2_G &= \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_{AA}\\ \text{cov FS} &= (1/2)\sigma^2_A + (1/4)\sigma^2_D + (1/4)\sigma^2_{AA}\\ \text{cov HS} &= (1/4)\sigma^2_A + (1/16)\sigma^2_{AA}\end{aligned}$$

Il faudrait alors recalculer les cœfficients en tenant compte du fait que :

$$\begin{aligned}\text{cov PO} &= (1/2)\sigma^2_A + (1/4)\sigma^2_{AA}\\ \text{cov UN} &= (1/4)\sigma^2_A + (1/16)\sigma^2_{AA}\\ \text{cov HUN} &= (1/8)\sigma^2_A + (1/64)\sigma^2_{AA}\end{aligned}$$

Le numérateur des expressions (12) ci-dessus devient alors :

$$\left.\begin{aligned}&\text{pour } \beta_1 : \{(2+n+mn)/8mn\}\sigma^2_A + \{(12+3n+mn)/64mn\}\sigma^2_{AA}\\ &\text{pour } \beta_2 : \{(2+n)/8n\}\sigma^2_A + \{3(4+n)/64n\}\ \sigma^2_{AA}\\ &\text{pour } \beta_3 : (1/4)\sigma^2_A + (3/16)\sigma^2_{AA}\end{aligned}\right\} \quad (16)$$

2.1.2. *Prédiction avec seulement les valeurs familiales ou parcellaires*

On peut retrouver les 3 situations envisagées au paragraphe 1.3.

Dans la situation (*a*) (mesure au niveau familial, avec sélection possible des individus mesurés), il y aura alors les trois premières variables prédictrices $\hat{F}_i$, $\hat{M}_{ij}$ et $\hat{C}_{ijk}$. Si le but est de prévoir la valeur des individus on a toujours les cœfficients β_1, β_2, β_3; si on cherche à prévoir la valeur des familles de pleins frères (valeur propre ou descendants) on utilisera seulement les variables prédictrices $\hat{F}_i$ et $\hat{M}_{ij}$ avec les cœfficients respectifs β_1 et β_2, et si l'on cherche à prévoir la valeur des familles de demi-frères on utilisera seulement $\hat{F}_i$ avec le cœfficient β_1.

Dans les situations (*b*) et (*c*), les individus sélectionnés n'étant pas ceux qui sont mesurés, il faut distinguer 2 situations : selon que la sélection est entre familles de demi-frères, ou entre pleins frères. Dans le premier cas, il n'y aura qu'une variable prédictrice ($\hat{F}_i$) et le cœfficient β_1 se réduit à cov $P_{ijk}\,Y_{ij'l'}/E(CM_F/bm)$. Dans le second cas, deux variables prédictrices sont utilisables F_i et M_{ij}. Les cœfficients β_1 et β_2 ont alors pour expressions :

$$\begin{aligned}\beta_1 &= \{\text{cov } P_{ijl}Y_{ij'l'} + (1/m)\ (\text{cov } P_{ijl}Y_{ijl'} - \text{cov } P_{ijl}Y_{ij'l'})\}/E(CM_F/bmn)\\ \beta_2 &= (\text{cov } P_{ijl}\,Y_{ijl'} - \text{cov } P_{ijl}\,Y_{ij'l'})/E(CM_{M/F}/bn)\end{aligned}$$

Selon que l'on veut prévoir la valeur génétique des familles ou la valeur de leurs enfants, il suffit de remplacer les covariances de ces expressions par leur valeur relative à la situation considérée.

2.2. — *Le plan factoriel*

Un ensemble de p plantes est croisé à un autre de m plantes, tous les $m \times p$ croisements étant réalisés. Dans la pratique il est difficile d'utiliser des dispositifs de grande taille; de plus ils favoriseraient le développement de la consanguinité au cours des cycles de sélection récurrente. Aussi, il est préférable d'utiliser un ensemble de petits factoriels indépendants (déconnectés), tous de même taille. C'est ce cas qui va être considéré.

2.2.1. *Prédiction avec les valeurs individuelles et familiales*

Modèle

Pour un individu m de la parcelle du bloc l de la famille jk dans le factoriel i, le modèle de décomposition de la valeur phénotypique est le suivant :

$$P_{ijklm} = \mu + R_i + F_{ij} + M_{ik} + b_l + S_{ijk} + C_{ijkl} + E_{ijklm} \qquad (17)$$

R_i effet du factoriel (groupe) i

F_{ij} (M_{ik}) effet du parent j (k) du groupe i, aléatoire de variances respectives σ^2_F et σ^2_M (en l'absence de différences réciproques $\sigma^2_F = \sigma^2_M$)

S_{ijk} interaction parent $j \times$ parent k dans le groupe i, aléatoire de variance σ^2_S

C_{ijkl} effet milieu commun à tous les individus d'une parcelle $ijkl$, de varaince σ^2_p

E_{ijklm} effet spécifique à un individu m d'une parcelle $ijkl$, de variance $\sigma^2 = \sigma^2_{WG} + \sigma^2_f$

Analyse de variance (tabl. 8)

TABLEAU 8

Analyse de variance d'un plan de croisement en petits factoriels déconnectés

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Espérances des carrés moyens
Groupe	$(r - 1)$	CM_R	$\sigma^2 + n\sigma^2_p + bn\sigma^2_S + bnm\sigma^2_M + bnp\sigma^2_F$
Femelles/groupe	$r(m - 1)$	$CM_{F/R}$	$\sigma^2 + n\sigma^2_p + bn\sigma^2_S + bnp\sigma^2_F$
Mâles/groupe	$r(p - 1)$	$CM_{M/R}$	$\sigma^2 + n\sigma^2_p + bn\sigma^2_S + bnm\sigma^2_M$
Mâle × femelles/groupe. .	$r(m - 1)(p - 1)$	$CM_{F/R}$	$\sigma^2 + n\sigma^2_p + bn\sigma^2_S$
Parcelle	$r(m - 1)$ $(p - 1)$ $(b - 1)$	CM_p	$\sigma^2 + n\sigma^2_p$
Résiduelle	$rpmb(n - 1)$	CM_e	σ^2

Relations entre composantes de la variance et covariances entre apparentés du dispositif

$\operatorname{cov} FS = \sigma^2_F + \sigma^2_M + \sigma^2_S$

$\operatorname{cov} HS_p = \sigma^2_F$ ($\operatorname{cov} HS_p$ = covariance entre demi-frères paternels)

$\operatorname{cov} HS_m = \sigma^2_M$ ($\operatorname{cov} HS_m$ = covariance entre demi-frères maternels)

($\operatorname{cov} HS_p = \operatorname{cov} HS_m$ en l'absence d'effets réciproques)

$\sigma^2_{WG} = \sigma^2_G - \operatorname{cov} FS$

Variables prédictrices

Le problème est de prévoir la valeur du matériel testé (valeur propre ou valeur des enfants). Pour cela, les variables prédictrices indépendantes suivantes ont été retenues :

$$\begin{aligned}
\hat{R}_i &= P_{i....} - P_{.....} \\
\hat{F}_{ij} &= P_{ij...} - P_{i....} \\
\hat{M}_{ik} &= P_{i.k..} - P_{i....} \\
\hat{S}_{ijk} &= P_{ijk..} - P_{ij...} - P_{i.k..} + P_{i....} \\
\hat{C}_{ijkl} &= P_{ijkl.} - P_{ijk..} - P_{ij.l.} - P_{i.kl.} + P_{ij...} + P_{i.k..} + P_{i..l.} - P_{i....} \\
\hat{E}_{ijklm} &= P_{ijklm} - P_{ijkl.}
\end{aligned}$$

A ces variables sont respectivement associés les cœfficients : β_1, β_2, β_3, β_4, β_5, β_6.

Coefficients de régression

• *Prédiction des valeurs génotypiques propres*

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{(m+p)/mp\}\ \operatorname{cov} HS + (1/mp)(\operatorname{cov} FS - 2\ \operatorname{cov} HS) \\
&\qquad + (1/bnmp)(\sigma^2_G - \operatorname{cov} FS)\}/E(CM_R/bmnp) \\
\beta_2 &= \{\operatorname{cov} HS + (1/p)(\operatorname{cov} FS - 2\ \operatorname{cov} HS) + (1/bpn) \\
&\qquad (\sigma^2_G - \operatorname{cov} FS)\}/E(CM_{F/R}/bpn) \\
\beta_4 &= \{(\operatorname{cov}\ FS - 2\operatorname{cov} HS) + (1/bn)(\sigma^2_G - \operatorname{cov} FS)\}/E(CM_{S/R}/bn) \\
\beta_5 &= (\sigma^2_G - \operatorname{cov} FS)/E(CM_p) \\
\beta_6 &= (\sigma^2_G - \operatorname{cov} FS)/E(CM_e)
\end{aligned}\right\} \quad (18)$$

(β_3 s'obtient en remplaçant p par m et $E(CM_{F/R})$ par $E(CM_{M/F})$ dans l'expression de β_2)

• *Prédiction de la valeur des enfants*

Il suffit de remplacer dans les expressions des cœfficients ci-dessus, σ^2_G par cov PO, cov FS par cov UN, cov HS par cov HUN, d'où en fonction de la variance additive σ^2_A (qui dera déduite de l'estimation de cov HS) :

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{(2 + (m+p)nb)/8bmnp\}\ \sigma^2_A/E(CM_R/bmnp) \\
\beta_2 &= \{(2 + bpn)/8bpn\}\ \sigma^2_A/E(CM_{F/R}/bnp) \\
\beta_3 &= \{(2 + bmn)/8bmn\}\ \sigma^2_A/E(CM_{M/R}/bmn) \\
\beta_4 &= (1/4)\sigma^2_A/E(CM_{S/R}) \\
\beta_5 &= (1/4)\sigma^2_A/E(CM_p) \\
\beta_6 &= (1/4)\sigma^2_A/E(CM_e)
\end{aligned}\right\} \quad (19)$$

2.2.2. *Prédiction avec seulement les valeurs familiales ou parcellaires*

Dans la situation d'une sélection sur moyennes de parcelles, les individus sélectionnés étant ceux mesurés, seule la variable 6 est exclue. Il est alors possible d'utiliser les variables prédictrices ou combinaison de variables prédictrices $\hat{R}_i$ ou $(\hat{R}_i, \hat{F}_{ij})$ ou $(\hat{R}_i, \hat{M}_{ik})$ ou $(\hat{R}_i, \hat{F}_{ij}, \hat{M}_{ik}, \hat{S}_{ijk})$, ou $(\hat{R}_i, \hat{F}_{ij}, \hat{M}_{ik}, \hat{S}_{ijk}, \hat{C}_{ijkl})$ selon que l'on désire prévoir les valeurs, respectivement des groupes, des familles de

demi-frères paternels ou maternels dans les groupes, des familles de pleins frères ou des individus d'une parcelle particulière. Les cœfficients β_i, β_2, β_3, β_4, β_5 sont alors ceux qui précèdent pour la situation considérée.

Si les individus sélectionnés sont différents de ceux mesurés (conservation des familles), il est aussi possible d'envisager une sélection entre groupes (avec $\hat{R}_i$), une sélection entre familles dans les groupes (avec les variables prédictrices R_i et $\hat{F}_{ij}$ ou $\hat{M}_{ik}$) ou une sélection entre familles FS dans les groupes (4 variables prédictrices : $\hat{R}_i$, $\hat{F}_{ik}$, $\hat{M}_{ij}$, $\hat{S}_{ijk}$). Les cœfficients β_1, β_2, β_3, β_4 sont alors les suivants :

• *Sélection entre groupes*

$$\beta_1 = \{(m+p)/mp \text{ cov } P_{ijkl}Y_{ijk'l'} + (1/mp)(\text{cov } P_{ijkl}Y_{ijkl'} - 2 \text{ cov } P_{ijkl}Y_{ijk'l'})\}/E(CM_R/bmnp)$$

• *Sélection entre familles HS*

β_1 comme entre groupes

$$\beta_2 = \{\text{cov } P_{ijkl}Y_{ijk'l'} + (1/p)(\text{cov } P_{ijkl}Y_{ijkl'} - 2 \text{ cov } P_{ijkl}Y_{ijk'l'})\}/E(CM_{F/R}/bnp)$$

β_3 : dans l'expression de β_2, m remplace p et $E(CM_{M/R}/bmn)$ remplace $E(CM_{F/R}/bnp)$

• *Sélection entre familles FS*

β_1, β_2 et β_3 comme précédemment

$$\beta_4 = (\text{cov } P_{ijkl}Y_{ijkl'} - 2 \text{ cov } P_{ijkl}Y_{ijk'l'})/E(CM_{S/R}/bn)$$

Il suffit alors de remplacer les covariances cov PY par leurs valeurs selon le type de prédiction réalisé.

2.3. — *Le plan diallèle*

Le plan de croisement considéré sera un ensemble de petits diallèles déconnectés; il correspond à celui utilisé par GALLAIS et MOUSSET pour sélectionner le Dactyle (GALLAIS, 1977). L'hypothèse d'absence de différences réciproques est faite, dans une première étape, pour simplifier (on peut aussi considérer que si elles existent, c'est la moyenne des 2 sens qui est considérée). Il est évident que la diagonale est exclue de l'analyse.

2.3.1. *Sélection avec les valeurs individuelles familiales*

Modèle

Le modèle de décomposition d'une valeur phénotypique est analogue à celui du plan factoriel, sauf qu'il y a symétrie dans les effets mâle et femelle, soit avec la même notation pour les indices :

$$P_{ijklm} = \mu + R_i + G_{ij} + G_{ik} + S_{ijk} + b_l + C_{ijkl} + E_{ijklm} \quad (20)$$

R_i Effet du diallèle i

G_{ij} Aptitude Générale à la combinaison (AGC) du parent j dans le groupe i, de variance σ_g^2

S_{ijk} Aptitude Spécifique à la Combinaison (ASC) des parents j et k dans le groupe i, de variance σ_s^2

C_{ijkl} l'effet milieu commun aux individus d'une parcelle $ijkl$

E_{ijklm} effet spécifique à un individu m de la parcelle $ijkl$, de variance σ^2.

Analyse de variance (tabl. 9)

TABLEAU 9

Analyse de variance d'un plan de croisements en diallèles déconnectés de taille p chacun

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Espérance carrés moyens
Groupe	$(r-1)$	CM_R	$\sigma^2 + n\sigma_p^2 + bn\sigma_s^2 + 2bn(p-1)\sigma_g^2$
AGC /groupe	$r(p-1)$	CM_g	$\sigma^2 + n\sigma_p^2 + bn\sigma_s^2 + bn(p-2)\sigma_g^2$
ASC /groupe	$\frac{rp(p-3)}{2}$	CM_s	$\sigma^2 + n\sigma_p^2 + bn\sigma_s^2$
Parcelle	$\frac{rp(p-3)}{2}(b-1)$	CM_p	$\sigma^2 + n\sigma_p^2$
Résiduelle	$rp(p-1)b(n-1)$	CM_e	σ^2

Relations entre les composantes de la variance et les covariances entre apparentés du dispositif.

$\sigma_g^2 = \operatorname{cov} HS$

$\sigma_s^2 = \operatorname{cov} FS - 2 \operatorname{cov} HS$

Variables prédictrices

$\hat{R}_i = P_{i....} - P_{.....}$

$\hat{G}_{ij} = \frac{p-1}{p-2}\{P_{ij...} - P_{i....}\}$ (compte tenu de l'estimation de l'AGC en modèle fixe)

$\hat{S}_{ijk} = P_{ijk..} - \frac{p-1}{p-2}(P_{ij...} + P_{i.k..}) + \frac{p}{p-2}P_{i....}$

$\hat{C}_{ijkl} = P_{ijkl.} - P_{ijk..} - \frac{p-1}{p-2}(P_{ij.l.} + P_{i.kl.}) + \frac{p-1}{p-2}(P_{ij...} + P_{i.k..}) + \frac{p}{p-2}(P_{i..l.} - P_{i....})$

$\hat{E}_{ijklm} = P_{ijklm} - P_{ijkl.}$

Cœfficients de régression

• *Prédiction des valeurs génotypiques propres*

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{(4/p)\ \text{cov HS} + (1/c)\ (\text{cov FS} - 2\ \text{cov HS}) \\
&\qquad + (1/bcn)\ (\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/\text{E}(\text{CM}_R/bnc) \\
\beta_2 &= \{p/(p-1)\}\{\text{cov HS} + \{1/(p-2)\}\ (\text{cov FS} - 2\ \text{cov HS}) \\
&\qquad + \{1/bn(p-2)\}\ (\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/\text{E}(\text{CM}_g/bn(p-2))^* \\
\beta_4 &= \{(\text{cov FS} - 2\ \text{cov HS}) + (1/bn)\ (\sigma^2_G - \text{cov FS})\}/\text{E}(\text{CM}_s/bn) \\
\beta_5 &= (1/n)\ (\sigma^2_G - \text{cov FS})/\text{E}(\text{CM}_p/n) \\
\beta_6 &= (\sigma^2_G - \text{cov FS})/\text{E}(\text{CM}_e)
\end{aligned}\right\} \quad (21)$$

Il est alors possible d'utiliser directement ces cœfficients pour prévoir la valeur des groupes ($\hat{\beta}_1\ \hat{\text{R}}_i$), la valeur de familles de demi-frères ($\hat{\beta}_1\ \hat{\text{R}}_i + \hat{\beta}_2\ \hat{g}_{ij}$), la valeur de familles de pleins frères ($\hat{\beta}_1\hat{\text{R}}_i + \hat{\beta}_2\hat{\text{G}}_{ij} + \hat{\beta}_3\hat{\text{G}}_{ik} + \hat{\beta}_4\hat{\text{S}}_{ijk}$) et la valeur moyenne des individus d'une parcelle ($\hat{\beta}_1\hat{\text{R}}_i + \hat{\beta}_2\hat{\text{G}}_{ij} + \hat{\beta}_3\hat{\text{G}}_{ik} + \hat{\beta}_4\hat{\text{S}}_{ijk} + \hat{\beta}_5\text{C}_{ijkl}$).

• *Prédiction de la valeur des enfants*

En remplaçant σ^2_G par cov PO, cov FS par cov UN, cov HS par cov HUN, il en résulte en fonction de la variance additive :

$$\left.\begin{aligned}
\hat{\beta}_1 &= \{(1 + (p-1)bn)/4bcn\}\ \hat{\sigma}^2_A/\text{CM}_R/bcn \qquad c = (1/2)p(p-1) \\
\hat{\beta}_2 &= \{p/(p-1)\}\{(2 + (p-2)bn)/8bn(p-2)\}\ \hat{\sigma}^2_A\backslash\{\text{CM}_g/bn(p-2)\} \quad (\beta_3 = \beta_2)^* \\
\hat{\beta}_4 &= (1/4)\hat{\sigma}^2_A/\text{CM}_s \\
\hat{\beta}_5 &= (1/4)\hat{\sigma}^2_A/\text{CM}_p \\
\hat{\beta}_6 &= (1/4)\hat{\sigma}^2_A/\text{CM}_e
\end{aligned}\right\} \quad (22)$$

Comme précédemment on peut utiliser ces cœfficients et les prédicteurs correspondants pour prévoir la valeur des enfants de différents groupes d'individus.

2.3.2. *Sélection avec seulement les valeurs familiales ou parcellaires*

Il y aura donc au maximum 5 prédicteurs.

D'après les résultats de la sélection avec plan factoriel, il est possible d'écrire directement à partir de l'information par parcelle :

$$\left.\begin{aligned}
\beta_1 &= \{(4/p)\ \text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijk'l'} + (1/c) \\
&\qquad (\text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijkl'} - 2\ \text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijk'l'})\}/\text{E}(\text{CM}_R/bcn) \\
\beta_2 &= \{\text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijk'l'} + \{1/(p-2) \\
&\qquad (\text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijkl'} - 2\ \text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijk'l'})\}/\text{E}\ \{\text{CM}_g/bn(p-2)\} \\
\beta_4 &= \{\text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijkl'} - 2\ \text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijk'l'}\}/\text{E}(\text{CM}_s/bn) \\
\beta_5 &= \{\text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijkl} - \text{cov}\ \text{P}_{ijkl}\text{Y}_{ijkl'}\}/\text{E}(\text{CM}_p/n)
\end{aligned}\right\} \quad (23)$$

Selon la situation considérée (prévision de la valeur propre en prévision de la valeur des enfants), il suffit de remplacer les covariances entre les valeurs P et Y par leurs expressions appropriées en termes de covariances entre apparentés.

Le cœfficient $p/(p-1)$ vient de la non indépendance des prédicteurs $\hat{\text{G}}_{ij}$ et $\hat{\text{G}}_{ik}$.

Selon l'objectif poursuivi comme avec le plan factoriel, il est possible de réaliser une sélection entre groupes (prédicteur $\hat{R}_i$), entre familles HS dans un groupe (prédicteurs $\hat{R}_i$ et $\hat{G}_{ij}$), entre familles FS (prédicteurs $\hat{R}_i$, $\hat{G}_{ij}$, $\hat{G}_{ik}$, $\hat{S}_{ijk}$), ou entre parcelles dans une famille FS (prédicteurs $\hat{R}_i$, $\hat{G}_{ij}$, $\hat{G}_{ik}$, $\hat{S}_{ijk}$, $\hat{C}_{ijkl}$); avec les cœfficients correspondants qui précèdent.

3. — La sélection combinée sur descendance

Les mesures sur une descendance (famille) peuvent avoir lieu au niveau individuel ou parcellaire; mais dans ce cas c'est la valeur moyenne de la famille qui interviendra pour la sélection des plantes mères. Pour que la sélection des plantes mères soit combinée individu-familles, il faut qu'elles soient réparties en familles. Les descendances d'une même plante mère peuvent aussi être structurées en familles (demi-frères et pleins frères), ce qui permet aussi d'effectuer une sélection combinée familles pleins-frères — familles demi-frères; ce problème a été traité précédemment à différents niveaux.

Supposons que les plantes mères aient une structure en demi-frères (situation fréquente en sélection récurrente). Alors pour apprécier la valeur de la plante mère il est possible d'utiliser deux sources d'information : la valeur de sa propre descendance et la valeur des descendances de ses collatéraux. Il s'agit toujours d'une sélection combinée individu-famille, mais la valeur individuelle sur descendance remplace la valeur individuelle phénotypique.

Dans le cas d'un schéma équilibré, avec le même nombre de descendances par familles, il est possible de faire l'analyse de variance donnée au tableau 10 dans le cas de descendances de demi-frères (c'est évidemment l'équivalent du tableau 4).

TABLEAU 10

Analyse de descendances de plantes mères réparties en familles

Source de variation	Degré de liberté	CM	Espérance
Familles plantes mères . . .	$f - 1$	CM_F	$\sigma^2 + b\sigma^2_{D/F} + bm^2\sigma^2_F$
Descendances/familles . . .	$f(m - 1)$	$CM_{D/F}$	$\sigma^2 + b\sigma^2_{D/F}$
Résiduelle(*)	$(fm-1)\ (b-1)$	CM_e	σ^2

(*) avec seulement mesure au niveau parcellaire.

Prévision de la valeur des enfants des plantes mères

Il est possible d'utiliser les prédicteurs $(P_{i..} - P_{...})$ et $(P_{ij.} - P_{i..})$, P représentant la valeur d'une famille. On a toujours :

$$\beta_1 = \text{cov}\ (P_{i..} - P_{...})Y_{ijk} / \text{var}\ (P_{i..} - P_{...})$$
$$\beta_2 = \text{cov}\ (P_{ij.} - P_{...})Y_{ijk} / \text{var}\ (P_{ij.} - P_{...})$$

d'où :

$$\beta_1 = \{\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ij'k'} + (1/m)\ (\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk'} - \text{cov}\ P_{ijk}Y_{ij'k'})\} / E(CM_F / bm)$$
$$\beta_2 = (\text{cov}\ P_{ijk}Y_{ijk'} - \text{cov}\ P_{ijk}Y_{ij'k'}) / E(CM_{D/F} / b)$$

avec pour l'exemple pris (structure en demi-frères)

$$\text{cov } P_{ijk}Y_{ijk'} = \text{cov HS}$$
$$\text{cov } P_{ijk}Y_{ij'k'} = \text{cov HUN}$$

Discussion et conclusions

Estimation des composantes de la variance et sélection récurrente

A travers les quelques exemples pris de sélection combinée, les plus importants pour le sélectionneur, il apparaît assez clairement la liaison qu'il y a entre l'analyse de variance modèle aléatoire (estimation des composantes de la variance) et l'estimation de la valeur génétique du matériel. A la limite, on peut dire qu'il s'agit d'une seule analyse.

La principale difficulté est d'estimer avec assez de précision les composantes de la variance. Or, avec des moyens donnés, la structure optimale pour l'estimation des composantes de la variance n'est pas nécessairement celle qui, en moyenne, assurera le progrès génétique maximum. La limite des moyens (temps, espace) et les contraintes de l'espèce peuvent conduire d'une part à des plans de croisements où chaque plante ne sera croisée qu'à un nombre trop limité d'autres plantes, et d'autre part à des dispositifs expérimentaux à nombre trop limité de répétitions. La prévision de la valeur des enfants d'une plante sera alors connue avec une assez mauvaise précision.

Si les interactions génotype × milieu ne sont pas trop fortes, il y aura intérêt à « pooler » l'information des 2 ou 3 derniers cycles de sélection. Sur un tel intervalle de temps, il est en effet possible d'admettre une certaine constance de la variance génétique. Une solution complémentaire sera de réestimer périodiquement, de façon indépendante du plan de croisement, et avec précision, les composantes de la variance.

En ce qui concerne le nombre « minimum » de plantes auquel une plante doit être croisée, pour avoir une assez bonne estimation de la variance d'aptitude générale à la combinaison — qui détermine la prévision de la valeur des enfants d'une plante — différents résultats expérimentaux permettent de situer ce nombre à 4 ou 5. Cependant le problème ne se pose pas de la même façon pour une sélection sur valeur phénotypique que pour une sélection sur descendance. Dans le premier type de sélection, dispositif de test et dispositif d'intercroisement sont confondus alors qu'ils sont plus indépendants dans le second. Dans les 2 cas, il faut éviter le développement de la consanguinité au cours des cycles de sélection récurrente. Pour cela, une solution est d'avoir recours à des plans formés d'un grand nombre de petites unités (par exemple plan hiérarchique, plans factoriels ou diallèles déconnectés) en minimisant les apparentements des plantes intercroisées à l'intérieur d'une unité.

Pour une sélection sur valeurs phénotypiques, il tend alors à exister un optimum du nombre de plantes croisées à une autre plante. S'il est trop faible (1 dans le cas de croisement par paires), le développement de la consanguinité sera facile à contrôler, mais la variance d'aptitude générale à la combinaison sera mal connue; s'il est trop élevé, la situation est inversée, la variance d'A.G.C. sera bien estimée mais il sera plus difficile d'éviter le développement de la consanguinité. Pour une sélection sur descendances, il sera possible de réduire le groupe de plantes

intercroisées au minimum et d'étudier la valeur de la descendance de plantes résultant de cet intercroisement. Une sélection combinée sur descendances pourra ainsi être réalisée, augmentant la précision de la prévision, ce qui pourra compenser le nombre limité de répétitions.

Sur les hypothèses de l'étude

Pour une application à des situations plus diverses de l'amélioration des plantes, il aurait fallu tenir compte des différences réciproques entre croisements (pour sélectionner des cytoplasmes ou des combinaisons efficaces noyau × cytoplasme) et de l'effet possible de la multiplication végétative (qui peut induire une nouvelle variabilité). La prise en considération de ces effets ne posent pas de problèmes particuliers au point de vue théorique, mais cela alourdira nécessairement les dispositifs expérimentaux.

L'hypothèse d'absence de compétition peut sembler forte pour les situations où la notion d'individu n'a pas de sens. Il serait sans doute préférable d'utiliser la notion de sélection et de covariances entre groupes (GRIFFING, 1967, 1976; GALLAIS, 1976). Cependant, sur des espèces ou pourtant la compétition est très forte (plantes fourragères, Luzerne et Dactyle) il apparaît (GALLAIS, 1975; ROTILI et ZANNONE, 1974) une bonne correspondance entre les valeurs des groupes selon que les descendances qui les composent sont testées séparément ou en mélange; l'effet « densité » semble plus important que les interactions entre individus de génotypes différents. Ces résultats semblent donc autoriser l'expression par rapport à une même référence des covariances entre pleins frères et entre demi-frères de parcelles différentes, dans les plans de croisements à deux voies, (la parcelle est considérée comme une unité). A partir de là, la théorie « classique », considérée dans cette mise au point, peut s'appliquer au niveau de la prédiction de la valeur des familles.

L'extension des résultats au cas multicaractères ne pose aucune difficulté. D'ailleurs la sélection combinée sur un seul caractère peut être considérée comme un cas particulier de sélection multicaractère (les valeurs moyennes de différents types d'apparentés sont bien des « caractères » pour un individu). Dans les cas envisagés, il s'agissait de caractères indépendants (car nous avions retenu des variables prédictrices orthogonales); cependant dans le cas d'effectif variable par parcelle, cette orthogonalité disparaît (Annexe 2). De plus, la pondération des effets phénotypiques n'a qu'une origine biométrique; dans ce cas, il n'y a pas de problème de pondération économique, le même « poids » économique est évidemment accordé aux effets génétiques individu dans famille et famille.

Utilisation des résultats et autres problèmes à résoudre

Les résultats de cette étude pourraient servir à une étude *a priori* de l'efficacité de la sélection combinée par rapport à une sélection qui ignorerait la structure induite par le plan de croisement. Il suffirait pour cela de faire varier la valeur des paramètres affectant le progrès génétique.

Une telle application numérique ne ferait que confirmer les résultats de LUSH (1947) pour la sélection combinée individu-famille, et ce qui est possible à prévoir sans calcul : la sélection combinée ne peut jamais être inférieure à la sélection

des unités (individus ou familles) de façon indépendante. Elle sera d'autant supérieure que l'héritabilité au niveau des unités sélectionnées sera faible. Comme dans toute sélection, quelques caractères auront sans doute une héritabilité faible, la sélection combinée semble s'imposer dans presque toutes les situations. Elle ne nécessite pas de recueillir plus d'information, elle demande seulement un traitement particulier de celle-ci (traitement assez simple dans le cas de dispositifs équilibrés).

Connaissant la valeur des paramètres influençant le progrès génétique, il sera aussi possible de déterminer le type de sélection (donc de plan de croisement), qui pour des moyens fixés et répartis au mieux (surface par exemple), conduira au progrès génétique maximum. Il restera à optimiser le dispositif expérimental, compte tenu de la nature et de l'importance de la variation environnementale. Ce problème est encore assez mal résolu.

Reçu pour publication en juin 1979.

Summary

Combined selection and mating designs in plant breeding
I. *Theoretical elements for some balanced plans*

The theory of combined selection is given for different mating plans : one-factor plans with independent families and two-factor plans (hierarchical plan, factorial and diallel designs with a set of disconnected factorials or diallels (set being considered as random). Two types of selection are considered : phenotypic selection and selection on the value of progenies. The theory is developed only for orthogonal experimental designs which are restricted to the classical bloc design. The situation where the number of plants per plot is variable is examined in annexe. In comparison to other studies, we have introduced a plot effect, and for example, it is possible to select among plots of the same family (with the assumption of absence of interaction family × repetition). We have also considered the possibility of vegetative propagation. For each mating design using all the possible predictors a general prediction formula of individual value is developed. Considering the case of phenotypic selection from such a formula it is directly derived the genotypic value of measured individuals and the value of their offspring from intercrossing. The prediction of the value of different types of families (value per se or value of their offspring) can also be derived directly from such formula. With family selection the special case where the selected individuals are not those which have been measured (but half-sibs or full-sibs) is also considered.

Références bibliographiques

BARADAT Ph., ILLY G., MAUGÉ J. P., MENDIBOURE P., 1970. Sélection pour plusieurs caractères sur indice. Programmes de calcul. Application à la conduite de vergers à grain à tests de descendance. *Compte rendu activité. Ass. Forêt Cellulose*, 46-70.

BRUNET A. M., MENDIBOURE P., 1975. Index 2. Programme de calcul des indices de sélection dans le cas du plan de croisement factoriel. *Bull. AFOCEL*, 11-28.

COCKERHAM C. C., 1963. Estimation of genetic variances. In « *Statistical Genetics and Plant Breeding* ». W.D. Hanson and H. F. Robinson (Ed.). N.A..S., N.C.R., Pub 982, 53-94.

CHRISTOPHE C., 1979. Stratégies de sélection sur indices à partir de plusieurs populations. *Ann. Amélior. Plantes*, **29**, 227-246.

GALLAIS A., 1973. Sélection pour plusieurs caractères. Synthèse critique et généralisation. *Ann. Amélior. Plantes*, **23**, 183-208.

GALLAIS A., 1975. Sur quelques aspects de la compétition en amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 51-64.

GALLAIS A., 1976. Effects of competition on means, variances and covariances in quantitative genetics with an application to general combining ability selection. *Theor. appl. Genet.*, **47**, 189-195.

GALLAIS A., 1977. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.

GRIFFING B., 1967. Sélection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to populations of unordered groups. *Aust. J. biol. Sci.*, **20**, 129-139.

GRIFFING B., 1976. Selection in reference to biological groups. VI. Use of extreme forms of non random groups to increase selection efficiency. *Genetics*, **82**, 723-731.

HENDERSON C. R., 1963. Selection index and expected genetic advance. In *Statistical Genetics and Plant Breeding*. W. D. Hanson, H. F. Robinson. (Ed.) N.A.S.-N.R.C., Pub. 982, 141-163.

LUSH J. L., 1947. Family merit and individual merit as bases for selection.
Part I. *Amer. Naturalist*, **81**, 24-2611.
Part II. *Amer. Naturalist*, **81**, 362-379.

ROTILI P., ZANNONE L., 1974. Principaux aspect d'une méthode de sélection de la luzerne basée sur des dispositifs qui utilisent la concurrence entre les plantes. *Ann. Amélior. Plantes*. **25**, 29-40.

ROUVIER R., 1969. *Contribution à l'étude des index de sélection sur plusieurs caractères*. Thèse Doctorat 3e cycle, Fac. Sci. Paris.

SEARLE S. R., 1971. *Linear models*. J. WILEY, New-York.

Annexe 1

Éléments pour le calcul des cœfficients de regression de la variable à prévoir Y sur les variables prédictrices phénotypiques (P)
Exemple relatif à la sélection combinée individu-famille

1. *Calcul des variances*

$$\text{1.1. var } \hat{F}_i = E(\hat{F}_i^2) = E(P_{i..} - P_{...})^2 = E(P_{i..} - \mu)^2 - E(P_{...} - \mu)^2$$
$$= \frac{f-1}{f}\left(\frac{1}{bn}\sigma_P^2 + \frac{n-1}{bn}\text{cov } P_{ijk}P_{ijk'} + \frac{b-1}{b}\text{cov } P_{ijk}P_{ij'k'}\right) \quad (24)$$

$$\left.\begin{array}{ll} \text{avec } \sigma_P^2 & = \sigma_F^2 + \sigma_p^2 + \sigma^2 \\ \text{cov } P_{ijk}P_{ijk'} & = \sigma_F^2 + \sigma_p^2 \\ \text{cov } P_{ijk}P_{ij'k'} & = \sigma_F^2 \end{array}\right\} \quad (25)$$

d'où après restructuration :

$$\text{var } \hat{F}_i = \frac{f-1}{f}\left(\sigma_F^2 + \frac{1}{b}\sigma_p^2 + \frac{1}{bn}\sigma^2\right) = \frac{f-1}{fbn}E(CM_F)$$

1.2. var C_{ij} $= E(P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...})^2$

$= E(P_{ij.} - \mu)^2 - E(P_{i..} - \mu)^2 - E(P_{.j.} - \mu)^2 + E(P_{...} - \mu)^2$

$= \frac{(b-1)(f-1)}{bf}\left(\sigma_p^2 + \frac{1}{n}\sigma^2\right) = \frac{(b-1)(f-1)}{bfn} E(CM_p)$ (26)

1.3. var $\hat{E}_{ijk}$ $= E(P_{ijk} - P_{ij.})^2$

$= E(P_{ijk} - \mu)^2 - E(P_{ij.} - \mu)^2$

$= \sigma_P^2 - \left(\frac{1}{n}\sigma_p^2 + \frac{n-1}{n} \text{cov } P_{ijk}P_{ijk'}\right) = \frac{n-1}{n} E(CM_e)$

2. Calcul des covariances (cov PY)

2.1. cov $(P_{i..} - P_{...})Y_{ijk} = E(P_{i..} - \mu)Y_{ijk} - E(P_{...} - \mu)Y_{ijk}$

$= \frac{f-1}{f} E(P_{i..} - \mu)Y_{ijk}$

$= \frac{f-1}{f}\left((1/bn) \text{ cov } P_{ijk}Y_{ijk} + \frac{n-1}{bn} \text{cov } P_{ijk}Y_{ijk'} + \frac{b-1}{b} \text{cov } P_{ijk}Y_{ij'k'}\right)$ (27)

2.2. cov $(P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j} + P_{...})Y_{ijk} = E(P_{ij.} - \mu)Y_{ijk} - E(P_{i..} - \mu)Y_{ijk}$
$- E(P_{.j.} - \mu)Y_{ijk} + E(P_{...} - \mu)Y_{ijk}$

$= \frac{(f-1)}{f}\left(E(P_{ij.} - \mu)Y_{ijk} - \frac{1}{b}E(P_{ij.} - \mu)Y_{ijk'} + \frac{b-1}{b} E(P_{ij.} - \mu)Y_{ij'k'}\right)$

$= \frac{(b-1)(f-1)}{bf}\left(\frac{1}{n} \text{cov } P_{ijk}Y_{ijk} + \frac{n-1}{n} \text{cov } P_{ijk}Y_{ijk'} - \text{cov } P_{ijk}Y_{ij'k'}\right)$

2.3. cov$(P_{ijk} - P_{ij.})\ Y_{ijk} = E(P_{ijk} - \mu)Y_{ijk} - E(P_{ijk} - \mu)Y_{ijk}$

$= \frac{n-1}{n}(\text{cov } P_{ijk}Y_{ijk} - \text{cov } P_{ijk}Y_{ijk'})$ (29)

3. *Calcul des cœfficients de régression*

Le rapport des covariances avec les variances correspondantes conduit à l'expression théorique des cœfficients β. Au dénominateur, après simplification, il reste l'espérance du carré moyen associée à l'effet (variable prédictrice) considéré, divisée par le nombre de données qui entre dans les moyennes phénotypiques de cet effet (il s'agit en fait des variances des moyennes phénotypiques). Ce résultat est aussi valable pour les autres plans de croisements.

Remarque

Dans le cas de plans équilibrés, en supposant les variables Y connues, il serait possible d'estimer directement les cœfficients β; nous noterons $\tilde{\beta}$ ces estimations. On estimerait

cov $(P_{i..} - P_{...})Y_{ijk}$ par $\sum_i (P_{i..} - P_{...})Y_{ijk}/(f-1)$

var $(P_{i..} - P_{...})$ par $\sum_i (P_{i..} - P_{...})^2/(f-1)$, ... etc.

d'où $\tilde{\beta}_1 = (\sum_i (P_{i..} - P_{...}) Y_{ijk}) / (\sum_i (P_{i..} - P_{...})^2)$

$\tilde{\beta}_2 = (\sum_{ij} (P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...}) Y_{ijk}) / (\sum_{ij} (P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...})^2)$

$\tilde{\beta}_3 = (\sum_{ijk} (P_{ijk} - P_{ij.}) Y_{ijk}) / (\sum_{ijk} (P_{ijk} - P_{ij.})^2)$

Mais les valeurs Y étant inconnues, le principe consiste à prendre les espérances des numérateurs et des dénominateurs. Il apparaîtra comme précédemment au numérateur une combinaison linéaire des covariances entre la variable P et la variable Y, et au dénominateur une combinaison des variances des effets du modèle. Ces covariances et variances seront remplacées par leurs estimations.

Ainsi par exemple :

$$E(\tilde{cov}(P_{i..} - P_{...}) Y_{ijk}) = \frac{1}{bn} \operatorname{cov} P_{ijk} Y_{ijk} + \frac{n-1}{bn} \operatorname{cov} P_{ijk} P_{ijk'} + \frac{b-1}{b} \operatorname{cov} P_{ijk} P_{ij'k'}$$

et $$E(\tilde{var}(P_{i..} - P_{...})) = \frac{1}{bn} E(CM_F)$$

Ainsi ces quantités diffèrent des précédentes par un cœfficient, le même pour la covariance et la variance, leur rapport conduira donc aux mêmes expressions théoriques des cœfficients de régression. Cependant, cette approche n'est plus possible avec des plans déséquilibrés.

Annexe 2

Construction des équations de prédiction lorsqu'il y a des effectifs inégaux par famille

Lorsque les composantes de la variance sont connues (ou estimées sur le dispositif de sélection par une analyse de variance orthogonale), il est possible de tenir compte de la variation d'effectif par famille dans la construction de l'index de sélection combinée.

A titre d'exemple, nous prendrons le cas de la sélection combinée individu-famille. Il faut toutefois remarquer que, dans la mesure ou l'on doit avoir recours à l'ordinateur pour l'exécution des calculs, ce type d'approche peut être rendue inutile par une programmation directe de la prévision de la valeur d'un individu (valeur propre ou valeur de ses enfants) en fonction de sa valeur phénotypique et de celle de tous ses apparentés (en nombre variable) (ROUVIER, 1969). Cela conduit en général à des matrices de grande taille, assez lourdes à traiter.

Soit $n_{ij} (n_{ij} \neq 0$ le nombre d'individus d'une parcelle ij, $n_{i.} = \sum_j n_{ij}$ le nombre d'individus pour une famille i, $n_{.j} = \sum_i n_{ij}$ le nombre d'individus par répétition j, $n_{..} = \sum_i n_{i.}$ le nombre total d'individus. Le principe va être de recalculer la matrice des variances-covariances entre variables phénotypiques et le vecteur des covariances cov PY. Dans ce cas en effet les variances phénotypiques ne sont plus indépendantes.

1. *Calcul des variances*

1.1. $\text{var } \hat{F}_i = E(P_{i..} - \mu)^2 - E(P_{...} - \mu)^2$

$$E(P_{i..} - \mu)^2 = \frac{1}{n_{i.}^2}\left\{n_{i.}\sigma_P^2 + (\sum_j n_{ij}(n_{ij} - 1))\ \text{cov}\ P_{ijk}P_{ijk'} + (\sum_j \sum_{j'} n_{ij}n_{ij'})\right.$$
$$\left.\text{cov}\ P_{ijk}P_{ij'k}\right\} \qquad (30)$$

$$E(P_{...} - \mu)^2 = \sum_i n_{i.}^2\, E(P_{i..} - \mu)^2)\, /n_{..}^2$$

$$\text{var } \hat{F}_i = a_1\sigma_P^2 + a_2\ \text{cov}\ P_{ijk}P_{ijk'} + a_3\ \text{cov}\ P_{ijk}P_{ij'k'}$$

avec $a_1 = (1/n_{i.}) - (1/n_{..}) \qquad a_2 = (\sum_j n_{ij}^2 - n_{i.})/n_{i.}^2 - (\sum_{ij} n_{ij}^2 - n_{..})/n^2{}_{..}$

$$a_3 = (n_{i.}^2 - \sum_j n_{ij}^2)/n_{i.}^2 - (\sum_i n_{i.}^2 - \sum_{ij} n_{ij}^2)/n_{..}^2$$

en tenant compte des expressions (25) de σ_P^2, cov $P_{ijk}P_{ijk'}$, et cov $P_{ijk}P_{ij'k'}$

$$\text{var } \hat{F}_i = \left\{(1/n_{i.} - 1/n_{..})\sigma^2 + (\sum_j n_{ij}^2/n_{i.}^2 - \sum_{ij} n_{ij}^2/n_{..}^2)\ \sigma_p^2\right.$$
$$\left. + (1 - (\sum_i n_{i.}^2)/n_{..}^2)\ \sigma_P^2\right\} \qquad (31)$$

1.2. $\text{var } \hat{C}_{ij} = E(P_{ij.} - \mu)^2 - E(P_{i..} - \mu)^2 - E(P_{.j.} - \mu)^2 + E(P_{...} - \mu)^2$

Il suffit de calculer :

$$E(P_{ij.} - \mu)^2 = 1/n_{ij}^2\left\{n_{ij}\sigma_P^2 + n_{ij}(n_{ij} - 1)\ \text{cov}\ P_{ijk}P_{ijk'}\right\}$$
$$E(P_{.j.} - \mu)^2 = 1/n_{.j}^2\left\{n_{.j}\sigma_P^2 + \sum_{ji} n_{ij}(n_{ij} - 1)\ \text{cov}\ P_{ijk}P_{ijk'}\right\}$$

d'où : $\text{var } \hat{C}_{ij} = (1/n_{ij} - 1/n_{i.} - 1/n_{.j} + 1/n_{..})\sigma^2 + (1 - (\sum_j n_{ij}^2)/n_{i.}^2 - (\sum_i n_{ij}^2)/n_{.j}^2$
$$- (\sum_{ij} n_{ij}^2)n_{..}^2)\ \sigma_p^2$$

1.3. $\text{var } \hat{E}_{ijk} = \sigma_P^2 - ((1/n_{ij})\sigma_P^2 + (n_{ij} - 1)/n_{ij}\ \text{cov}\ P_{ijk}P_{ijk'})$

$\text{var } \hat{E}_{ijk} = (n_{ij} - 1)/n_{ij}\ \sigma_P^2 - \text{cov}\ P_{ijk}P_{ijk'}) = (n_{ij} - 1)/n_{ij}\sigma^2$

2. *Calcul des covariances entre les variables P*

2.1. $E(P_{i..} - P_{...})\,(P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...}) = a_1\sigma^2 + a_2\sigma_p^2 + a_3\sigma_P^2$

$a_1 = (1/n_{..}) - (n_{ij}/n_{i.}n_{.j})$

$a_2 = (n_{ij}/n_{i.}) - (\sum_j n_{ij}^2/n_{i.}^2) - (n_{ij}^2/n_{i.}n_{.j}) + 2(\sum_j n_{ij}^2/n_{i.}n_{..}) - (n_{ij}/n_{..})$
$$+ (\sum_i n_{ij}^2/n_{..}n_{.j}) - (\sum_{ij} n_{ij}^2/n_{..})$$

$a_3 = (n_{i.}/n_{..}) - (n_{ij}/n_{.j}) + (\sum_i n_{ij}n_{i.}/n_{..}n_{.j}) - (\sum_i n_{i.}^2/n_{..})$

On peut vérifier que lorsqu'il y a équilibre ces cœfficients sont nuls.

2.2. $E(P_{i..} - P_{...})(P_{ijk} - P_{ij.}) = 0$

2.3. $E(P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...})(P_{ijk} - P_{ij.}) = 0$

3. *Calcul des covariances entre les variables P et Y*

3.1. $\operatorname{cov}(P_{i..} - P_{...})Y_{ijk} = E(P_{i..} - \mu)Y_{ijk} - E(P_{...} - \mu)Y_{ijk}$

$$E(P_{i..} - \mu)Y_{ijk} = (1/n_{i.}) \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk} + (n_{ij} - 1)/n_{i.} \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'} + (n_{i.} - n_{ij})/n_{i.} \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'}$$

$$E(P_{...} - \mu)Y_{ijk} = (1/n_{..}) \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk} + (n_{ij} - 1)/n_{..} \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'} + (n_{i.} - n_{ij})/n_{..} \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'}$$

En tenant compte du fait que $\operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'} = \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ij'k'} = \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij'}$

$$\operatorname{cov}(P_{i..} - P_{...})Y_{ijk} = (1/n_{i.} - 1/n_{..}) \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij} + (n_{i.} - 1)(1/n_{i.} - 1/n_{..}) \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij'}$$

3.2. $\operatorname{cov}(P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...})Y_{ijk}$:

Il suffit de calculer :

$$\operatorname{cov}(P_{ij.} - \mu)Y_{ijk} = (1/n_{ij}) \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk} + (n_{ij} - 1)/n_{ij} \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'}$$
$$\operatorname{cov}(P_{.j.} - \mu)Y_{ijk} = (1/n_{.j}) \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk} + (n_{ij} - 1)/n_{.j} \operatorname{cov} P_{ijk}Y_{ijk'}$$

d'où

$$\operatorname{cov}(P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{...})Y_{ijk} = a_1 \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij} + a_2 \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij'}$$

avec $a_1 = (1/n_{ij}) - (1/n_{.j}) - (1/n_{i.}) + (1/n_{..})$

$a_2 = (n_{ij} - 1)(1/n_{ij} - 1/n_{.j}) - (n_{i.} - 1)(1/n_{i.} - 1/n_{..})$

3.3. $\operatorname{cov}(P_{ijk} - P_{ij.})Y_{ijk} = \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij} - (1/n_{ij} \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij} + (n_{ij} - 1)/n_{ij} \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij'})$

$$= (n_{ij} - 1)/n_{ij} (\operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij} - \operatorname{cov} P_{ij}Y_{ij'})$$

4. *Calcul des cœfficients de régression et généralisation*

Si nous notons par β_{ij} le vecteur des cœfficients de régression de l'équation de prédiction et par W_{ijk} et P_{ijk} respectivement le vecteur des covariances cov PY et la matrice des covariances des variables P, nous avons toujours :

$$\beta'_{ij} = W'_{ij}P_{\bar{ij}}^{-1}$$

avec

$$P_{ij} = \begin{Vmatrix} \operatorname{var}\hat{F}_i & \operatorname{cov}\hat{F}_i\hat{C}_{ij} & 0 \\ \operatorname{cov}\hat{F}_i\hat{C}_{ij} & \operatorname{var}\hat{C}_{ij} & 0 \\ 0 & 0 & \operatorname{var}E_{ijk} \end{Vmatrix}$$

et $W_{ij} = (\operatorname{cov}\hat{F}_iY_{ijk}, \operatorname{cov}\hat{C}_{ij}Y_{ijk'} \operatorname{cov}\hat{E}_{ijk}Y_{ijk})$

Compte tenu de ce qui précède, il sera nécessaire de recalculer les cœfficients de régression pour tout ensemble différent des valeurs n_{ij}, $n_{i.}$, $n_{.j}$, $n_{..}$. La prise en considération des effectifs variables (le cas général en sélection) entraînera donc les calculs assez lourds qui ne pourront être résolus que par l'utilisation de l'ordinateur.

L'extension au cas multicaractère ne pose pas de problème si le « déséquilibre » est le même pour tous les caractères. Les variances et les covariances des matrices P et W ci-dessus sont alors remplacées par les matrices correspondantes de variances covariances entre caractères.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 443-454.

Petunia genetics
III. — The linkage group of chromosome V

A. CORNU, D. MAIZONNIER, H. WIERING(*) et P. de VLAMING(**)

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Dijon, I.N.R.A.
B.V. 1540, 21034 Dijon Cedex France

(*) *Hortus Botanicus, Universiteit van Amsterdam, Plantage Middenlaan 2,*
1018 DD Amsterdam, the Netherlands

(**) *Genetisch Instituut, Universiteit van Amsterdam, Kruislaan 318,*
1098 SM Amsterdam, the Netherlands

Summary

Order and distances between eleven genes on chromosome V, together forming linkage group *Hf2* of *Petunia hybrida* were determined on the basis of linkage data and mutagenic induction of terminal deficiencies. The loci concerned are the flower colour genes *Hf2*, *Gf*, *Mt2* and *Mf2*, the flower veination genes *Fn* and *An8*, the pollen colour gene *Po*, the flower form gene *Un*, the chlorophyll genes *Sp1* and *Yg* and the gene for necrotic spots on leaves *Us*.

The genes *Po*, *Mt2*, *Mf2* and *Un* seem to form a rather compact block; variable recombination rates probably due to a genetic factor are found in this block.

Introduction

Linkage group *Hf2* is one of the seven linkage groups found thus for in *Petunia hybrida*. Cytogenetic work by MAIZONNIER and CORNU (1971), MAIZONNIER (1976), MAIZONNIER and MŒSSNER (1979) and SMITH *et al.* (1975) demonstrated that each of these seven linkage groups is located on one of the seven chromosomes of *Petunia hybrida*.

Linkage group *Hf2* (*Hf2* was chosen as a basic marker for this linkage group) is situated on Chromosome V and is, with eleven known genes, the group most amply supplied with. Among these genes, three are localised on chromosome V using the trisomic method : *Un* by SMITH *et al.* (1975), *Po* and *Sp1* by MAIZONNIER and MŒSSNER (1979). The other genes could be located in group *Hf2* by using

linkage data. Some linkage data have already been published. They relate to the linkage between the genes *Gf* and *Hf2* (WIERING and DE VLAMING 1973), between the genes *Mf2* and *Hf2* (WIERING and DE VLAMING 1977), between the genes *Mt2*, *Mf2*, *Po* and *Un* (WIERING and DE VLAMING in preparation), and between the genes *Hf2*, *Fn*, *Po* and *Yg* (CORNU and MAIZONNIER 1979).

The aim of this paper is to give a gene map for chromosome V.

Materials and methods

The segregations of the genes involved are analyzed in F'_2s and in crosses of the F'_1s with homozygous recessive types (test crosses).

At Dijon the sequence of some genes could be determined by a mutagenesis experiment,that was performed by treating pollen or zygotes with gamma-rays (DOMMERGUES and CORNU, 1974) in order to induce deletions.

The eleven genes of group *Hf2* are the following :

Hf2— : hydroxylation gene for position 5′ of the anthocyanin molecule : delphinidin—, petunidin— or malvidin glycosides are formed in the flower limb; the hydroxylation is not complete; there is no effect in the flower tube.

hf2hf2 : 5′ hydroxylated anthocyanins not present.

An8— : anthocyanin synthesis in veins of flower tube; veins forming a dense network.

an8an8 : anthocyanin synthesis in flower tube decreased; veining pattern reduced; the effect of *An8* is only visible in *an4an4* plants.

FnFn : flower limb with thick coloured veins; flower tube brown.

fnfn : flower limb with fine coloured veins; flower tube pale.

Gf— : glycosidation gene for position 5 of the anthocyanin molecule in flower limb and flower tube, always together with acylation of the rutinose on position 3; the anthocyanin present is paeonidin—, petunidin— or malvidin— 3 rutinoside (acyl) 5—glucoside.

gfgf : position 5 not glucosidated, no acylation, the anthocyanin present is cyanidin— or delphinidin—3—rutinoside.

Mf2— : methylation gene for position 5′ of the anthocyanin molecule in the flower limb; methylation of 5′ can only take place if 3′ is already methylated, thus the effect of the dominant allele of *Mf2* cannot be seen in *mt2mt2* plants; there is no effect in the flower tube

mf2mf2 : 5′ methylated anthocyanins not present.

Mt2— : methylation gene for position 3′ of the anthocyanin molecule in flower limb and flower tube.

mt2mt2 : 3′ methylated anthocyanins not present.

Po— : pollen without yellow pigment.

popo : pollen with yellow pigment.

*Sp*1— : normal green leaves.
*sp*1*sp*1 : leaves with dark green spots.
Un— : flower limb and calyx undulated, leaves yellowish green.
unun : flower limb and calyx not undulated, leaves normal green.
Us— : normal leaves.
usus : leaves with necrotic spots (ustulated).
Yg— : normal green leaves.
ygyg : leaves chlorotic (yellow-green).

Other details concerning these genes are given in WIERING *et al.* (1979, I and II). Unpublished data resulting from allelism tests support the idea that the genes *An*8 and *Ve*1 are allelic. For this reason in cross 2 from table 1 the symbol *An*8 is used instead of *Ve*1.

Crossing-over percentages were calculated by the maximum-likelihood method. The probability values in the tables are at the χ^2 level.

Results and discussion

The results of the linkage experiments are given in three tables. Table 1 gives data for three-point crosses in which the genes *An*8, *Fn*, *Hf*2, *Mf*2, *Po*, *Un* and *Yg* are involved. Table 2 contains the results of crosses of the interacting genes *Mt*2 and *Mf*2 with the genes *Un* and *Hf*2. Two-point crosses with the genes *An*8, *Gf*, *Hf*2, *Mt*2, *Po*, *Sp*1, *Un* and *Us* can be found in table 3. The results of the mutagenesis experiment in which the genes *Fn*, *Hf*2, *Po* and *Yg* are involved are given in table 4.

In table 5 the results from the tables 1 to 4 are summarized, together with some data from literature and papers in preparation. In this interpretation the data are ordered in three groups : group II contains crosses in which closely related parents are used several times (WIERING and DE VLAMING, unpublished data) group III gives the mutagenesis experiment. In group I the other crosses are enumerated. An all-over conclusion is given in IV. From this table it is clear that the cross-over percentages show a considerable variation in value. The values in group II are as higher as in group I, this observation looks like the results obtained in material with induced deletions in this part of chromosome V, (CORNU and MAIZONNIER, 1979), in which the recombination was strongly enhanced. The relationship between the parents in the crosses with enhanced crossing over percentages points to a genetic factor controlling this percentage (compare with the gene *Ph* in RILEY *et al.*, 1973).

The sequence presented in table 5 needs some further discussion. The mutagenesis data of table 4 give evidence that *Hf*2 is localized at one end of chromosome V. In all the three-point crosses (table 1) *Hf*2 is never situated between the two other genes. So it seems reasonable to place *Hf*2 at one end of the chromosome.

Po and *Mf*2 are closely linked (the numbers 1 and 6 from table 1). *Mf*2 was localized between *Mt*2 and *Po* (WIERING and DE VLAMING in preparation) but can also be localized between *Po* and *Fn* (table 1-6).

Another evidence for the last mentioned fact is that previous results show

TABLE I

Distance between and order of the genes An8, Fn, Hf2, Mf2, Po, Un *and* Yg. *Three-point crosses*

Crosses with line-codes	Number of plants (1)	Segregation	P	Linkage	$P_{2\times2}$	% cross-over	Order of genes
1. $\frac{UnPoMf2}{unpomf2} \times unpomf2$	*UnPoMf2* 654	*Un* : 654: 627	(1:1) 0.47	*Un-Po* 654: 0: 1: 626	<0.001	0.08 ± 0.08	*Un-(Po Mf2)*
	unPoMf2 1	*Po* : 655: 626	(1:1) 0.43	*Un-Mf2* 654: 0: 1: 626	<0.001	0·08 ± 0.08	
$\frac{V7}{M7} \times M7$	*unpomf2* 626	*Mf2* : 655: 626	(1:1) 0.43	*Po-Mf2* 655: 0: 0: 626	<0.001	0.00	
	total 1 281						
2. $\frac{Hf2An8un}{hf2an8Un} \times hf2an8un$	*Hf2An8Un* 4	*Hf2* : 273: 241	(1:1) 0.16	*Hf2-An8* 272: 1: 1: 240	<0.001	0.39 ± 0.27	*Hf2-An8-Un*
	Hf2An8un 268	*An8* : 273: 241	(1:1) 0.16	*Hf2-Un* 5:268:240: 1	<0.001	1.17 ± 0,47	
$\frac{V11}{R41} \times M3$(2)	*Hf2an8Un* 1	*Un* : 245: 269	(1:1) 0.29	*Un-An8* 4:269:241: 0	<0.001	0.78 ± 0.39	
	hf2An8un 1						
	hf2an8Un 240						
	total 514						
3. $\frac{Hf2pomt2}{hf2PoMt2} \times hf2pomt2$	*Hf2PoMt2* 176	*Hf2* : 950:1002	(1:1) 0.23	*Hf2-Mt2* 261:689:708: 294	<0.001	28.43 ± 1.02	*Hf2-Po-Mt2*
	Hf2Pomt2 39	*Mt2* : 969: 983	(1:1) 0.75	*Hf2-Po* 215:735:769: 233	<0.001	22.95 ± 0.94	
$\frac{H23}{M43} \times M31$	*Hf2poMt2* 85	*Po* : 984: 968	(1:1) 0.73	*Po-Mt2* 853:131:116: 852	<0.001	12.65 ± 0.75	
	Hf2pomt2 650						
	hf2PoMt2 677						
	hf2Pomt2 92						
	hf2poMt2 31						
	hf2pomt2 202						
	total 1 952						

			a	b								
4.a.	$\frac{hf2Mf2Un}{Hf2mf2un} \times hf2mf2un$	*Hf2Mf2Un*	16		*Hf2*(a+b)	: 407: 266	(1:1)	0.001	*Hf2-Mf2*(a+b)	37:370:224: 42	<0.001	11.7 ± 1.2	*Hf2-Mf2-Un*
		Hf2Mf2un	5	16	*Mf2*(a+b)	: 261: 412	(1:1)	0.001	*Mf2-Un* (a)	139: 33: 33: 264	<0.001	14.1 ± 1.6	
b.	$\frac{hf2Mf2un}{Hf2mf2un} \times hf2mf2un$	*Hf2mf2Un*	31		*Un*(a)	172: 297	(1:1)	0.001	*Hf2-Un* (a)	47:246:125: 51	<0.001	20.9 ± 1.9	
		Hf2mf2un	241	98									
		hf2Mf2Un	123										
	$\frac{\text{very pale magenta}}{\text{H 27}} \times \text{M 7}$	*hf2Mf2un*	28	73									
		hf2mf2un	23	17									
		total	469	204									
5.	$\frac{ygFnHf2}{Ygfnhf} \times ygfnhf2$	*YgFnHf2*		36	*Yg*	:1819:2097	(1:1)	0.001	*Yg-Hf2*	2036: 61: 38:1781	<0.001	2.53 ± 0.25	*Yg-Fn-Hf2*
		YgfnHf2		2	*Fn*	:2073:1843	(1:1)	0.001	*Yg-Fn*	2037: 60: 36:1783	<0.001	2.45 ± 0.25	
	$\frac{6066\text{-}2}{\text{SL-}p1} \times \text{RL-y1}$	*Ygfnhf2*	1	781	*Hf2*	:2074:1842	(1:1)	0.001	*Fn-Hf2*	2072: 1: 2:1841	<0.001	0.08 ± 0.04	
		ygFnHf2	2	036									
		ygFnhf2		1									
		ygfnhf2		60									
		total	3	916									
6.	$\frac{pomf2FnHf2}{poMf2fnhf2} \times pomf2fnhf2$	*PoMf2FnHf2*		3	*Po*	:1728:2079	(1:1)	0.001	*Po-Hf2*	2066: 13: 9:1719	<0.001	0.58 ± 0.12	*Po-Mf2-Fn-Hf2*
		PoMf2fnHf2		6	*Fn*	:2072:1735	(1:1)	0.001	*Po-Fn*	2069: 10: 3:1725	±0.001	0.34 ± 0.09	
	$\frac{\text{Pa-3}}{\text{RL-}s1} \times \text{SL-p1}$	*Po-fnhf2*	1	719	*Hf2*	:2075:1732	(1:1)	0.001	*Fn-Hf2*	2069: 3: 6:1729	<0.001	0.24 ± 0.08	
		po-FnHf2	2	066									
	$\frac{\text{Pa-3}}{\text{Sg-1a}} \times \text{SL-p1}$	*pomf2Fnhf2*		3									
		pomf2fnhf2		9									
	$\frac{\text{PL-a3}}{\text{RL-}s1} \times \text{SL-p1}$	*poMf2fnhf2*		1	(3)								
		total	3	807									

(1) Types expected but not found are omitted.
(2) This cross gives also segregation for *Hf1*; as *Hf1* is epistatic in respect to *Hf2*, only the segregation in *hf1hf1* genotypes is given.
(3) According to this result *Mf2* is probably located between *Po* and *Fn* at a distance of 0.03 from *Po*.

TABLE 2

Distance between and order of the interacting genes Mt2 *and Mf2 with the genes* Un *or* Hf2

Crosses with line-codes	Number of plants (1)				Expected ratios in the three possible orders (2)		
					Mt2-p-Mf2-q-Un | Hf2	*Mt2-p-Un | Hf2-q-Mf2*	*Mf2-p-Mt2-q-Un | Hf2*
	1		2				
1. $\frac{Mf2Mt2Un}{mf2mt2un} \times mf2mt2un$	*Mt2Mf2Un*	89	*Mt2Mf2hf2*	934	(1-*p*) (1-*q*)	(1-*p*) (1-*q*)	(1-*p*) (1-*q*)
	Mt2Mf2un	20	*Mt2Mf2Hf2*	3	(1-*p*)*q*	*pq*	(1-*p*)*q*
$\frac{\text{very pale magenta}}{\text{undulata}} \times$ H27	*Mt2mf2Un*	16	*Mt2mf2hf2*	1	*pq*	(1-*p*)*q*	*p*(1-*q*)
2. $\frac{Hf2Mf2Mt2}{hf2mf2mt2} \times hf2mf2mt2$	*Mt2mf2un*	1	*Mt2mf2Hf2*	7	*p*(1-*q*)	*p*(1-*q*)	*pq*
	mt2-Un	1	*mt2-hf2*	7	*p*(1-*q*) + (1-*p*)*q*	*p*	*q*
$\frac{M5}{H9} \times$ R43	*mt2-un*	115	*mt2-Hf2*	981	(1-*p*) (1-*q*) + *pq*	1-*p*	1-*q*
	total	242		1 933	2	2	2

1. Segregation for *Un* 106 : 136 $P_{1:1} = 0.05$ Linkage *Mt2-Un* 105:21:1:115 $P_{2\times2} < 0.001$ Cross-over % : 9.1 ± 1.8
   Mt2 126 : 116 $P_{1:1} = 0.52$

   Most probable order of genes : *Mf2-Mt2-Un*; then distance between *Mt2* and *Mf2* : $\frac{17}{126} \times 100 = 13.5$ %

2. Segregation for *Hf2* 991 : 992 $P_{1:1} = 0.25$ Linkage *Hf2-Mt2* 10:981:935:7 $P_{2\times2} < 0.001$ Cross-over % : 0.9 ± 0.2
   Mt2 945 : 988 $P_{1:1} = 0.33$

   Most probable order of genes : *Hf2-Mf2-Mt2*; then distance between *Mt2* and *Mf2* : $\frac{8}{945} \times 100 = 0.8$ %

   Hf2 and *Mf2* : $\frac{4}{945} \times 100 = 0.4$ %

(1) in *mt2mt2*-plants the gene *Mf2* cannot be recognized, causing a deviation from the expected 1 : 1 ratio for *Mf2*.
(2) *p* and *q* in cross-over frequencies.

that after radiation *Mf2* may be lost (by deletion) while *Po* persists (Rapport d'activité Station d'Amélioration des Plantes, Dijon INRA, 1968-1972.)

A cross in which the genes *Un*, *Mf2*, *Po* and *Hf2* segregate could give more information about the sequence of these genes.

In table 5 the gene *An8* is located between *Mf2* and *Hf2*. This is done by comparing the crossing over percentages in experiment 1-2 with 1-4.

By comparing the percentages in experiment of CORNU and MAIZONNIER (1979) and 3-1, *Yg* is less distal than *Un*.

The larger crossing-over percentages for *Gf-Un* and *Sp1-Po* indicate that these genes are located at a long distance from *Yg*. A position in the other arm of chromosome V cannot be excluded.

The data do not permit to locate the genes *Gf* and *Sp1* in respect to each other.

Experiment 3-6 only shows that the gene *Us* is located in chromosome V. The present results do not allow to give more information about the location of *Us*.

In respect to the given data, at the moment the sequence of the genes on chromosome V seems to be :

$$(Gf + Sp1) — Yg — Un — Mt2 — (Po + Mf2) — (An8 + Fn) — Hf2$$

However further experiments are required to support this theory, to solve the sequences of the gene couples given between brackets and to locate the gene *Us*.

Reçu pour publication en août 1980.

Résumé

Génétique du Pétunia. III. Le groupe de linkage du chromosome V

L'ordre et les distances entre 11 gènes du groupe de linkage *Hf2*, localisé sur le chromosome V de *Petunia hybrida*, ont été déterminés à l'aide de résultats de linkage et d'une expérience de mutagenèse provoquant des délétions terminales. Les loci étudiés concernent la couleur des fleurs (*Hf2*, *Gf*, *Mt2* et *Mf2*), la présence de veines sur les fleurs (*Fn* et *An8*), la couleur du pollen (*Po*), la forme des fleurs (*Un*), des déficiences chlorophyliennes (*Sp1* et *Yg*) et des taches nécrotiques sur les feuilles (*Us*).

Les gènes *Po*, *Mt2*, *Mf2* et *Un* semblent former un bloc assez compact; des taux de recombinaison variables, probablement dus à un facteur génétique, ont été trouvés à l'intérieur de ce bloc.

TABLE 3

Distance between the genes An8, Gf, Hf2, Mt2, Po, Spl, Un *and* Us. *Two point crosses*

Crosses with line-codes	Number of plants	Segregation	P	Linkage	$P_{2\times2}$	% cross-over
1. $\frac{UnPo}{unpo} \times unpo$	*UnPo* 883	*Un* : 889:931	(1:1) 0.33	*Un-Po* 883: 6: 12:919	< 0.001	0.99 ± 0.23
$\frac{R41}{V11} \times V11$	*Unpo* 6	*Po* : 895:925	(1:1) 0.49			
	unPo 12					
	unpo 919					
	total 1 820					
2. $\frac{hf2Un}{Hf2un} \times hf2un$	*Hf2Un* 8	*Hf2* : 501:421	(1:1) 0.02	*Hf2-Un* 8:493:413: 8	< 0.001	1.74 ± 0.43
$\frac{R41}{H5} \times M5$	*Hf2un* 493	*Un* : 421:501	(1:1) 0.02			
	hf2Un 413					
	hf2un 8					
	total 922					
3. $\frac{ungf}{UnGf} \times ungf$	*UnGf* 66	*Un* : 87:115	(1:1) 0.06	*Un-Gf* 66: 21: 35: 80	< 0.001	27.7 ± 3.2
$\frac{R55}{R41} \times R55$	*Ungf* 21	*Gf* : 101:101	(1:1) 1.00			
	unGf 35					
	ungf 80					
	total 202					
4. $\frac{gfAn8}{Gfan8} \times gfan8$	*GfAn8* 120	*Gf* : 518:490	(1:1) 0.38	*Gf-An8* 120:398:370:120	< 0.001	23.81 ± 1.34
$\frac{Vu6}{V42} \times Vu\ 13$	*Gfan8* 398	*An8* : 490:518	(1:1) 0.38			
	gfAn8 370					
	gfan8 120					
	total 1 008					

			a	b						
5.a.	$\frac{hf2mt2}{Hf2Mt2} \times hf2mt2$	*Hf2Mt2*	200	174	*Hf2*(*a*): 222:211	(1:1) 0.60	*Hf2-Mt2*	(*a*)200: 22: 19:187	< 0.001	10.6 ± 1.5
	$\frac{R43}{V11} \times R43$	*Hf2mt2*	22	10	(*b*): 184: 61	(3:1) 0.97		(*b*)174 10: 8: 53	< 0.001	7.6 ± 1.8
		hf2Mt2	24	8	*Mt2*(*a*): 224:209	(1:1) 0.47				
		hf2mt2	187	53	(*b*): 182: 63	(3:1) 0.80				
		total	433	245						
b.	$\frac{hf2mt2}{Hf2Mt2} \times \frac{hf2mt2}{Hf2Mt2}$									
	$\frac{R43}{V11} \times \frac{R43}{V11}$									
6.	$\frac{Pous}{poUs} \times \frac{Pous}{poUs}$	*PoUs*	159		*Po* : 263: 40	(3:1) 0.001	*Po-Us*	159:104: 39: 1	< 0.001	(1)
	$\frac{M70}{V11} \times \frac{M70}{V11}$	*Pous*	104		*Us* : 198:105	(3:1) 0.001				
		poUs	39							
		pous	1							
		total	303							
7.	$\frac{sp1po}{Sp1Po} \times sp1po$	*Sp1Po*	201		*Sp1* : 354:356	(1:1) 0.95	*Sp1-Po*	201:153:130:226	< 0.001	39.86 ± 1.80
	$\frac{PL\text{-}p1}{SG\text{-}1a} \times PL\text{-}p1$	*Sp1po*	153		*Po* : 331:379	(1:1) 0.07				
		sp1Po	130							
		sp1po	226							
		total	710							

(1) in relation to the strong deviation for both genes from the expected 3 : 1 ratio in this F_2, it is not permitted to calculate the distance between *Po* and *Us*.

TABLE 4

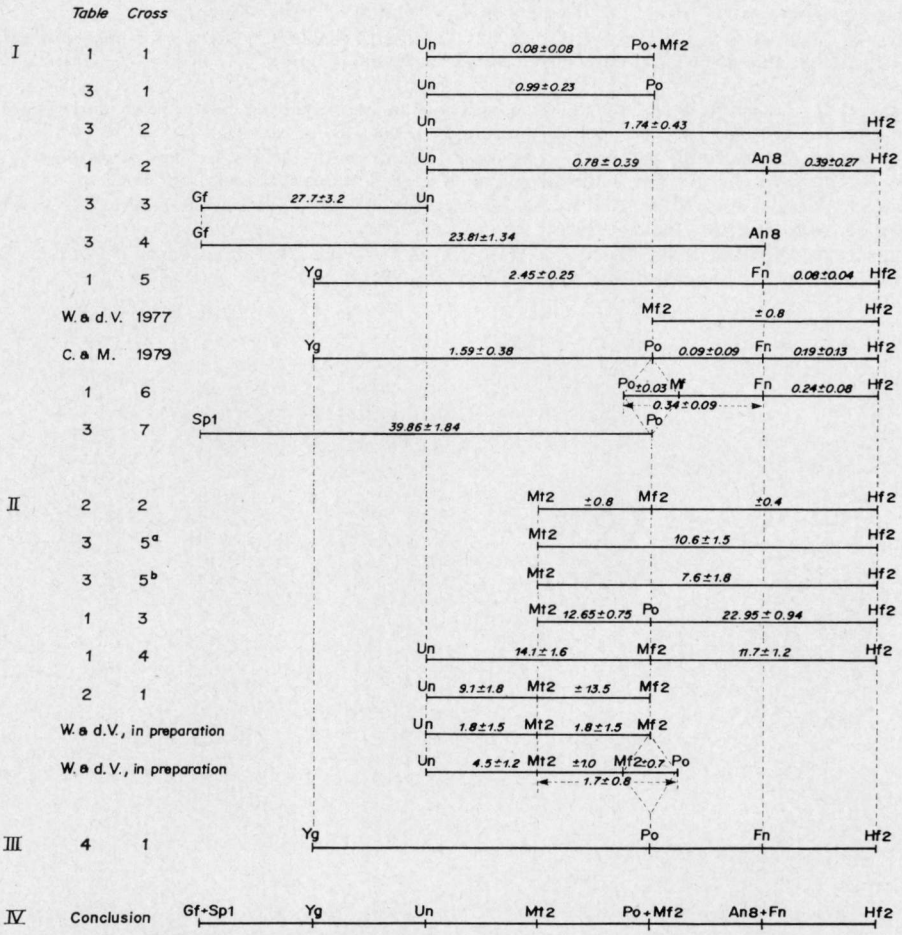
Order of the genes Yg, Po, Fn *and* Hf2 *according to a mutagenesis experiment*

Cross with line-code	Mutagenic treatments	Number of deletions (1) carrying					Total observed plants	Order of genes
		Yg	*Po*	*Hf2*	*Fn*	*FnHf2*		
$\frac{ygPo/nhf2}{YgpoFnHf2}$	control	0	0	0	0	0	2 740	*Yg-Po-Fn-Hf2*
$\frac{RL_r\text{-}y1}{Pa\text{-}3}$	γ-rays on Pa-3 pollen	7	—	0	6	3	8 550	
	γ-rays on $\frac{RL_r\text{-}y1}{Pa\text{-}3}$ zygote	0	0	0	4	4	3 130	

(1) Event confirmed in each case by the non-transmission of the affected chromosomes to the subsequent generation (cf. CORNU and DOMMERGUES, 1974).

TABLE 5

Diagrammatic summary of order and distances found among 10 *genes of chromosome V in* Petunia hybrida. *I, II, III and IV correspond to groups defined in the text.*



W. and d.V. = WIERING and DE VLAMING.
C. and M. = CORNU and MAIZONNIER.

References

CORNU A., DOMMERGUES P., 1974. Analyse génétique des modifications induites aux loci liés A-R du Petunia. In « *Polyploidy and induced mutations in Plant Breeding* » I.A.E.A., Vienne, 63-73.

CORNU A., MAIZONNIER D., 1979. Enhanced non-disjonction and recombination as consequences of γ-induced deficiencies in *Petunia hybrida*. *Mut. Research*, **61**, 57-63.

DOMMERGUES P., CORNU A., 1974. Efficacité des traitements mutagènes sur gamètes et sur zygotes. In « *Polyploidy and induced mutations in Plant Breeding* ». I.A.E.A., Vienne, 115-126.

MAIZONNIER D., 1976. *Étude cytogénétique de variations chromosomiques naturelles ou induites chez* Petunia hybrida *Hort.* Thèse Doc. Etat Dijon.

MAIZONNIER D., CORNU A., 1971. A telocentric translocation responsible for variegation in Petunia. *Genetica*, **42**, 422-436.

MAIZONNIER D., MOESSNER A., 1979. Localization of the linkage groups on the seven chromosomes of the *Petunia hybrida* genome. *Genetica*, **51** (2) 143-148.

RILEY R., CHAPMAN V. and MILLER T. E., 1973. The determination of meiotic chromosome pairing. *Proc.* **4**th *Congress of Wheat genetics*, Columbia, Missouri, 731-738.

SMITH F. J., JONG J. H. de, OUD J. L., 1975. The use of primary trisomics for the localization of genes on the seven different chromosomes of *Petunia hybrida*. I. Triplo V. *Genetica*, **45**, 361-370.

WIERING H., VLAMING P. de 1973. Glycosylation and methylation patterns of anthocyanins in *Petunia hybrida*. I. The gene *Gf*. *Genen Phaenen*, **16**, 2, 35-50.

WIERING H., VLAMING P. de 1977. Glycosylation and methylation patterns of anthocyanins in *Petunia hybrida*. II. The genes *Mf1* and *Mf2*. *Z. Pflanzenzüchtung*, **78**, 113-123.

WIERING H., VLAMING P. de, CORNU A., MAIZONNIER D., 1979. Petunia Genetics. I. List. of genes. *Ann. Amélior. Plantes*, **29** (5), 611-622.

WIERING H., VLAMING P. de, CORNU A., MAIZONNIER D., 1979. Petunia Genetics. II. A comparison of two gene-banks. *Ann. Amélior. Plantes*, **29** (6) 707-716.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 455-468.

Influence de différents traitements thermiques sur l'intensité de l'induction de la bulbification et sa suppression chez le bulbe de Tulipe

M. LE NARD

Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à bulbes, I.N.R.A., 29207 Landerneau

Résumé

Des bulbes de Tulipe, cv. « Paul Richter », sont placés à 2°-3 °C dès leur récolte ou après une conservation de 2 ou 5 semaines à 20 °C ou 30 °C. Après un traitement de 10 ou 20 semaines à 2°-3 °C, les bulbes sont soit directement placés à 15 °C pour déterminer l'intensité de l'induction de la bulbification, soit d'abord soumis à un traitement de 2 ou 4 semaines à 30 °C avant leur mise à 15 °C pour étudier les possibilités de suppression de l'induction de la bulbification.

Les résultats confirment que l'induction de la bulbification devient plus forte quand le traitement à 2°-3 °C se prolonge. Ils indiquent par ailleurs qu'à l'issue d'un passage à 2°-3 °C d'une durée déterminée, l'induction de la bulbification est d'autant plus forte que le bulbe a été préalablement conservé pendant un temps plus long à température élevée, 30 °C.

Le fait qu'un pré-traitement à 30 °C conduise à une bulbification plus rapide à l'issue d'un passage des bulbes à température basse, suggère que la température élevée permettrait une mobilisation ultérieure plus rapide des réserves du bulbe nécessaires à la croissance des bulbes-fils.

Au cours de cette expérience, il est apparu que l'état physiologique d'un bulbe de Tulipe ne peut pas être caractérisé par le degré de différenciation de son bourgeon floral.

Quand l'induction de la bulbification devient plus forte, sa suppression par un traitement ultérieur des bulbes à 30 °C devient également plus difficile à obtenir.

La température élevée appliquée à des bulbes préalablement induits à bulbifier exerce deux actions opposées : elle stimule la bulbification et dans le même temps elle supprime progressivement son induction. Le comportement du bulbe dépend alors d'une part de l'intensité de l'induction et d'autre part de la durée du traitement à température élevée.

Introduction

L'étude de l'influence de la température dans l'évolution du bulbe de Tulipe a permis de mettre en évidence le rôle de la température basse dans l'induction de la bulbification, c'est-à-dire dans l'induction du grossissement des bulbes-fils (Le Nard et Cohat, 1968; Aoba, 1976). Cependant, pour réagir à l'action des

températures basses, le bulbe de Tulipe doit avoir atteint une certaine « maturité physiologique ». (LE NARD, 1972). L'évolution du bulbe vers ce stade est rapide à température élevée, 30 °C, et très lente à température basse, 2 °C (LE NARD, 1975).

Chez les bulbes ayant atteint leur « maturité physiologique », l'induction de la bulbification est d'autant plus forte, c'est-à-dire que la bulbification se manifeste ensuite d'autant plus tôt à température moyenne que le passage à température basse est de plus longue durée (LE NARD et COHAT, 1968; AOBA, 1976). Dans certains cas l'induction de la bulbification peut être plus ou moins complètement supprimée par un traitement des bulbes à température élevée, 30 °C, appliqué immédiatement après le passage à température basse (LE NARD et COHAT, 1968; LE NARD, 1972, 1975; AOBA, 1976).

Ces résultats indiquent que l'intensité de l'induction de la bulbification dépend essentiellement de la durée du traitement des bulbes à température basse. Cependant certaines observations ont conduit à se demander si un traitement à température basse d'une durée déterminée entraîne toujours une induction de la bulbification de même intensité. Ceci a amené à étudier la bulbification due à des traitements à température basse d'une durée donnée mais appliqués à des dates différentes. Par ailleurs, l'influence du niveau de la température de conservation des bulbes avant leur passage à température basse a également été étudiée.

Matériel et méthodes

Des bulbes du cultivar « Paul Richter », de 11 à 12 cm de circonférence, sont soumis dès leur récolte, à divers traitements thermiques schématisés sur la figure 1. Tous ces traitements ont été réalisés à l'obscurité, les bulbes étant maintenus en clayettes, c'est-à-dire non plantés.

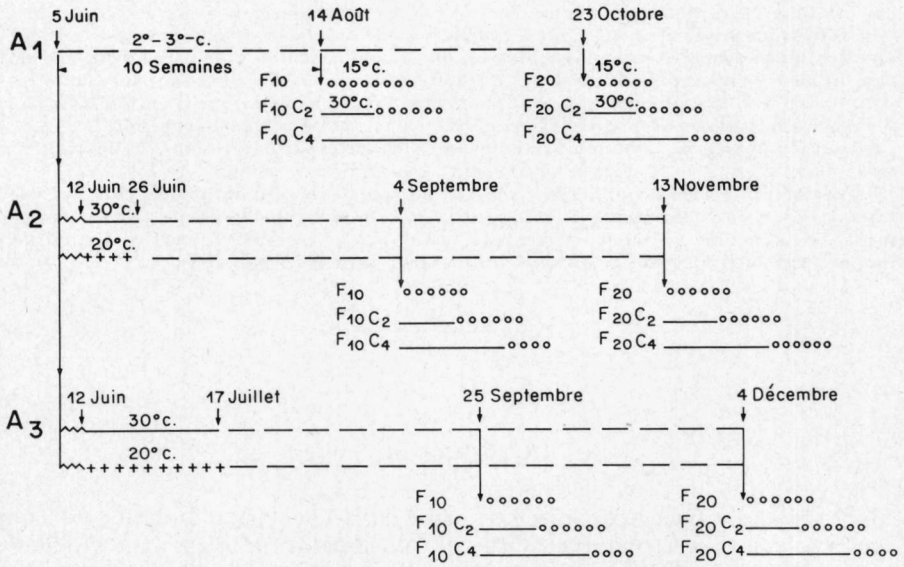


FIG. 1. — *Protocole expérimental; températures appliquées aux bulbes.*
Experimental design; temperatures applied to the bulbs

Dès le 5 juin, une partie des bulbes, lots A_1, a été placée à 2°-3 °C (F) pendant 10 (F_{10}) ou 20 semaines (F_{20}). A l'issue de ces traitements à température basse, les bulbes sont soit immédiatement placés à 15 °C, soit soumis à des traitements de 2 ou 4 semaines à 30 °C (respectivement lots FC_2 et FC_4) avant d'être placés à 15 °C.

Les autres bulbes sont placés à 34 °C du 5 au 12 juin. Ils sont ensuite mis à 30 °C ou 20 °C pendant 2 semaines, lots A_2-30° et A_2-20°, ou pendant 5 semaines, lots A_3-30° et A_3-20°. A l'issue de ces traitements à 30 °C ou 20 °C, les bulbes sont soumis aux mêmes séquences thermiques que les bulbes des lots A_1 : un traitement de 10 ou 20 semaines à 2°-3 °C est suivi d'une mise à 15 °C ou d'un passage de 2 ou 4 semaines à 30 °C avant la mise à 15 °C.

Le choix de ce schéma expérimental s'explique par le fait qu'il permettait de déterminer de deux façons l'intensité de l'induction de la bulbification due aux traitements à température basse :

1. A l'issue des traitements à 2°-3 °C, les bulbes sont placés à 15 °C : on sait que cette température permet la réalisation de la bulbification, réalisation qui commence d'autant plus tôt que l'induction due à la température basse est forte.
2. A l'issue des traitements à 2°-3 °C, les bulbes sont placés à 30 °C pendant 2 ou 4 semaines avant d'être mis à 15 °C : on sait qu'une température de 30 °C peut parfois supprimer l'induction de la bulbification, la suppression étant d'autant plus complète que l'induction de la bulbification est faible.

Des contrôles, par dissections de bulbes, à la fin de divers traitements thermiques puis toutes les semaines lorsque les bulbes sont placés à 15 °C, ont permis de déterminer la date de déclenchement de la bulbification. On a considéré que, pour un lot donné, la bulbification avait commencé lorsque un contrôle portant sur 10 bulbes permettait de constater que chacun de ces bulbes possédait au moins un bourgeon interne présentant un grossissement notable (épaisseur de l'ordre de 3 à 4 mm minimum).

Pour obtenir une information sur la vitesse de grossissement des bulbes-fils, 30 bulbes par lot ont été décortiqués 6 semaines après le début de la bulbification du lot considéré et les bulbes-fils ont été pesés.

Avant le passage des bulbes à température basse, le degré de différenciation du bourgeon floral a été contrôlé dans tous les lots. Les stades suivants, définis par BEIJER (1942), ont été observés :

— lots A_1 : stade I — apex végétatif; 2 ébauches de feuilles visibles;

— lots A_2-20° : stade II — apex dômé; 3 ébauches de feuilles visibles;

— lots A_2-30° : stade I;

— lots A_3-20° : stade G- : différenciation florale pratiquement terminée (le stade G, correspondant à une fleur complètement différenciée, a été observé le 20 juillet, c'est-à-dire 3 jours après le contrôle rapporté ici);

— lots A_3-30° : stade I.

Dans tous les cas, la différenciation du bourgeon floral a pu se réaliser, pendant, puis après le traitement à 2°-3 °C, et la bulbification a porté sur les bourgeons axillaires.

Résultats

1. — *Précocité de déclenchement de la bulbification et vitesse de grossissement des bulbes-fils chez les bulbes immédiatement placés à 15 °C après les traitements à 2°-3 °C*

Les données du tableau I confirment que l'induction de la bulbification est d'autant plus forte que le traitement à 2°-3 °C est prolongé de 10 à 20 semaines. Ceci se manifeste de deux façons : d'une part la bubification commence à se réaliser à 15 °C d'autant plus tôt que le traitement des bulbes à 2°-3 °C est de plus longue durée (comparer F_{10} et F_{20}), et d'autre part le grossissement des bulbes-fils, mesuré par leur poids 6 semaines après le début du grossissement, est d'autant plus rapide que le traitement à 2°-3 °C est de plus longue durée.

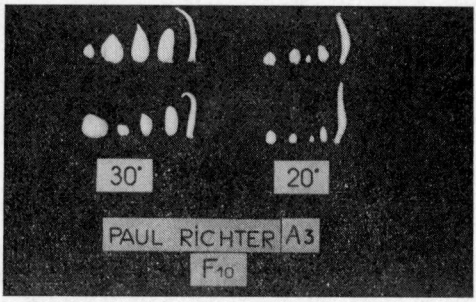


FIG. 2. — *Influence de la température, 20 ° ou 30 °C, appliquée aux bulbes avant un traitement de 10 semaines à 2°-3 °C sur la précocité de bulbification à 15 °C.*

Effect of bulb storage temperature, 20° or 30 °C, applied before a 10 week treatment at 2°-3 °C on subsequent bulbing earliness at 15 °C.

— grossissement des bulbes-fils après 6 semaines à 15 °C.

Pour un traitement à 2°-3 °C d'une durée donnée, il apparaît par ailleurs que la précocité de bulbification puis la vitesse de grossissement des bulbes-fils sont d'autant plus grandes que le traitement à 2 °-3°C est appliqué plus tard après conservation des bulbes à 20° ou 30 °C (tabl. I, comparer A_1 à A_2 ou A_3).

Dans le cas des lots A_2 et A_3 placés pendant 10 semaines à 2°-3 °C (F_{10}), la bulbification commence plus tôt et se poursuit ensuite plus rapidement lorsque les bulbes ont été placés à température élevée, 30 °C, avant leur passage à 2°-3 °C (fig. 2; tabl. I : comparer A_2-20°-F_{10} à A_2-30°-F_{10} et A_3-20°-F_{10} à A_3-30°F_{10}). Quand le traitement à 2°-3 °C dure 20 semaines, on n'observe plus de différence dans la précocité de bulbification, que les bulbes aient été préalablement placés à 20 °C ou à 30 °C. Cependant le grossissement des bulbes-fils est plus rapide chez les bulbes conservés à 30 °C avant leur passage à 2°-3 °C (tabl. I : comparer A_2-20°-F_{20} à A_2-30°-F_{20} et A_3-20°-F_{20} à A_3-30°-F_{20}).

Ces observations, qui confirment l'influence de la durée du traitement à température basse sur l'intensité de l'induction de la bulbification, montrent également qu'à la suite d'un traitement à 2°-3 °C d'une durée déterminée la bulbification ne se réalise pas toujours à la même vitesse. Elle est d'autant plus rapide

TABLEAU I

Incidence des conditions de conservation des bulbes avant un traitement de 10 ou 20 semaines à 2°-3 °C, F_{10} ou F_{20}, sur la bulbification, et possibilité de suppression de l'induction de la bulbification par un traitement ultérieur à 30 °C, C_2 ou C_4.

Effects of bulb storage conditions applied before a 10 week or a 20 week treatment at 2°-3 °C, F_{10} or F_{20}, on bulbing and possibility of suppression of bulbing induction by a subsequent 30 °C treatment, C_2 or C_4

— poids de bulbes-fils : bulbes-fils produits par 30 bulbes.
— C_2, C_4 : respectivement 2 et 4 semaines à 30 °C appliquées après le traitement à 2°-3 °C.

Conservation avant traitement à 2°-3 °C		A_1 mis à 2°-3 °C dès la récolte		A_2 1 sem. 34 °C + 2 sem. à				A_3 1 sem. 34 °C + 5 sem. à			
				20 °C		30 °C		20 °C		30 °C	
Traitement à 2°-3 °C		F_{10}	F_{20}	F_{10}	F_{20}	F_{10}	F_{20}	F_{10}	F_{20}	F_{10}	F_{20}
Stade de différenciation du bourgeon floral lors du passage à 2°-3 °C		I	I	II	II	I	I	G⁻	G⁻	I	I
Nb. de semaines à 15 °C nécessaire pour observer le début de la bulbification . .		24	11	7	2	5	2	6	1	4	1
Poids, en g, des bulbes-fils 6 semaines après le début de la bulbification		8	42	172	363	343	435	307	405	372	483
Suppression complète (+) ou non (—) de la bulbification par un traitement à 30 °C	C_2	+	+	+	—	+	—	+	—	±	—
	C_4	+	+	+	—	+	—	+	—	+	—

que la température basse est appliquée plus tard après la récolte du bulbe et que le bulbe est placé à température plus élevée, 30 °C, avant le traitement à 2°-3 °C. L'intensité de l'induction de la bulbification due à un traitement d'une durée déterminée à 2°-3 °C dépend donc de l'état physiologique du bulbe au moment de l'application de ce traitement.

2. — *Relation entre le degré de différenciation du bourgeon floral et l'évolution de la bulbification*

Chez la Tulipe, les stades de différenciation du bourgeon floral constituent des repères morphologiques très utilisés dans la pratique. Il a paru intéressant de voir s'il était possible d'établir une relation entre le degré de différenciation du bourgeon floral des bulbes lors de leur mise à température basse et l'évolution de leur bulbification après ce passage à température basse.

Si l'on se réfère au tableau 1, où sont reportés les résultats des contrôles de la différenciation du bourgeon floral, il ne paraît pas possible de mettre en évidence une relation entre le degré de différenciation du bourgeon floral et l'intensité de l'induction de la bulbification due à un traitement à 2°-3 °C d'une durée donnée. L'induction de la bulbification peut être très forte même dans le cas où la différenciation du bourgeon floral est peu avancée (tabl. I; comparer A_2-20° F à A_2-30° F et A_3-20° F à A_3-30° F).

Le degré de différenciation du bourgeon floral n'apparaît donc pas ici comme un critère suffisant pour bien caractériser l'état physiologique d'un bulbe.

Les résultats du tableau I indiquent que l'évolution physiologique du bulbe peut même se réaliser en l'absence de toute organogenèse visible au niveau du bourgeon floral.

3. — *Étude des possibilités de suppression par un passage à 30 °C d'une induction préalable de la bulbification*

3.1. *Comportement des bulbes après un passage à 30 °C.*

Les observations portées dans le tableau I indiquent qu'à l'issue d'un passage de 2 ou 4 semaines à 30 °C, C_2 ou C_4, les bulbes préalablement conservés pendant 10 semaines à 2°-3 °C, lots F_{10}, ne manifestent aucune bulbification à 15 °C dans les délais d'observation de cette expérience. La seule exception est constituée par certains bulbes du lot A_3-30°-F_{10}-C_2, dont les caïeux externes se sont légèrement épaissis. Il apparaît donc que l'induction de la bulbification due à un traitement de 10 semaines à 2°-3 °C a généralement été complètement supprimée par un passage ultérieur des bulbes à 30 °C.

Quand le traitement à 2°-3 °C dure 20 semaines, F_{20}, la suppression complète de l'induction de la bulbification n'est observée que dans le lot A_1. Chez les lots A_2 et A_3, la bulbification a pu se manifester.

Les résultats du tableau 2 indiquent tout d'abord que la bulbification qui a pu se manifester chez les lots A_2 et A_3-F_{20} C est nettement moins importante que celle des lots F_{20} correspondants. Ce fait est également illustré par la figure 3.

Le deuxième renseignement fourni par le tableau 2 concerne l'incidence de la date d'application du traitement à 2°-3 °C sur l'importance de la bulbification observée chez les lots F_{20}-C_2 et F_{20}-C_4. Celle-ci est plus importante quand les bulbes

TABLEAU 2

Poids des bulbes-fils produits par 30 bulbes conservés pendant 20 semaines à 2°-3 °C, puis directement placés à 15 °C, F_{20}, ou soumis à un traitement de 2 ou 4 semaines à 30 °C avant d'être mis à 15 °C, respectivement $F_{20}C_2$ et $F_{20}C_4$.

Weight of daughter-bulbs produced by 30 bulbs stored for 20 weeks at 2°-3 °C and then directly placed at 15 °C, F_{20}, or first subjected to a 2 week or a 4 week treatment at 30 °C and then transferred to 15 °C, respectively $F_{20}C_2$ and $F_{20}C_4$.

— tous les lots ont été contrôlés 6 semaines après le début de la bulbification du lot F_{20} placé directement à 15 °C.

Date du début de traitement à 2°-3 °C	Température de conservation avant passage à 2°-3 °C	Poids, en grammes, des bulbes-fils		
		F_{20}	$F_{20}C_2$	$F_{20}C_4$
A_2 (26 juin)	20 °C	363	48	22
	30 °C	435	212	93
A_3 (17 juillet)	20 °C	405	174	78
	30 °C	483	264	171

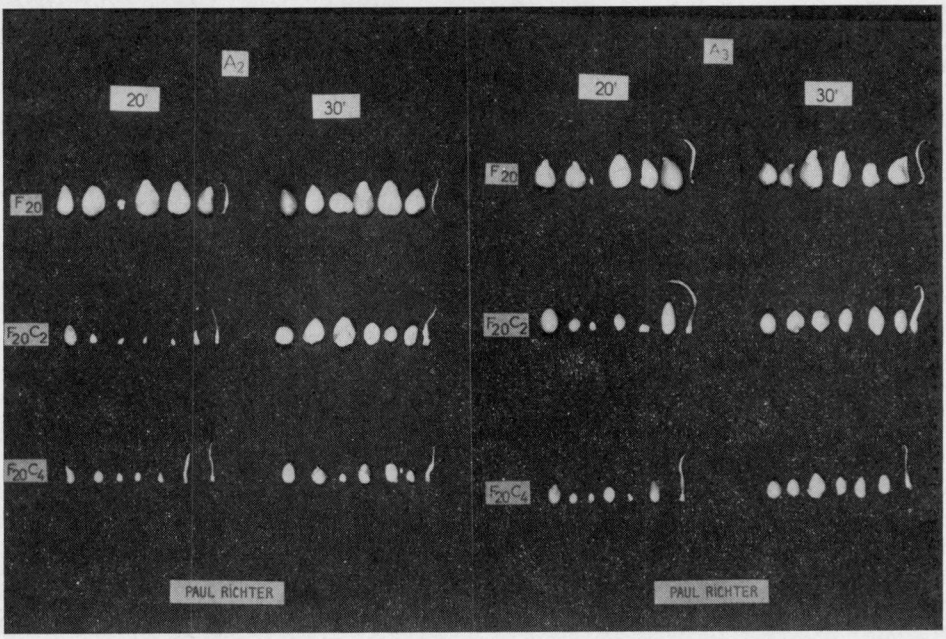


FIG. 3. — *Suppression de l'induction de la bulbification chez les bulbes placés pendant 2 ou 4 semaines à 30 °C après un traitement de 20 semaines à 2°-3 °C, respectivement $F_{20}C_2$ et $F_{20}C_4$.*

Suppression of bulbing induction in bulbs placed for 2 or 4 weeks at 30 °C after a 20 week treatment at 2°-3 °C, respectively $F_{20}C_2$ and $F_{20}C_4$.

— traitement à 2°-3 °C appliqué à deux dates différentes, lots A_2 et A_3, à des bulbes préalablement conservés à 20° ou 30 °C.

sont placés plus tard à 2°-3 °C : comparer par exemple A_2-20°-F_{20}-C_2 à A_3-20°-F_{20}-C_2 ou A_2-30°-F_{20}-C_2 à A_3-30°-F_{20}-C_2.

Il ressort également du tableau 2 que l'importance de la bulbification chez les lots F_{20} C dépend du niveau de la température appliquée aux bulbes avant leur passage à 2°-3 °C. La bulbification est plus importante chez les lots placés à température élevée, 30 °C, avant le traitement à 2°-3 °C : comparer par exemple A_2-20°-F_{20}-C_2 à A_2-30°-F_{20}-C_2 ou A_3-20°-F_{20}-C_2 à A_3-30°-F_{20}-C_2. La figure 3 illustre également ce résultat.

Les données du tableau 2 montrent enfin que la bulbification qui se manifeste chez les bulbes placés pendant 4 semaines à 30 °C, lots $F_{20}C_4$, est plus réduite que celle qui se manifeste chez les bulbes placés pendant 2 semaines à 30 °C, lots $F_{20}C_2$. Ce résultat, également illustré sur la figure 3, indique que le degré de suppression de l'induction de la bulbification dépend de la durée du traitement à 30 °C appliqué après le passage à température basse.

Cette série d'observations montre que la possibilité de suppression de l'induction de la bulbification dépend tout d'abord de l'intensité de cette induction. Quand elle n'est pas trop forte, lots F_{10} par exemple, elle peut être complètement supprimée par un traitement ultérieur des bulbes à 30°C. Quand l'induction devient plus forte, lots A_2-F_{20} et A_3-F_{20}, sa suppression complète ne peut plus être obtenue. Cependant comme le grossissement des bulbes-fils est très nettement réduit à la suite d'un passage à 30 °C, il apparaît que le traitement à température élevée a tout de même partiellement supprimé l'induction de la bulbification. Cette suppression partielle est d'autant plus prononcée que le traitement à 30 °C est prolongé de 2 à 4 semaines. La suppression de l'induction de la bulbification par la température élevée apparaît ainsi comme un processus progressif.

3.2. *Influence du passage à 30 °C sur l'évolution de la bulbification.*

Si les données du tableau 2 indiquent l'importance de la bulbification observée chez les divers lots A_2-F_{20} C et A_3-F_{20} C, elles ne fournissent pas de renseignements sur la façon dont elle s'est déroulée. Ceci a pu être précisé par des contrôles effectués 2 ou 4 semaines après la mise des bulbes A_2-F_{20} et A_3-F_{20} soit à 15 °C, soit à 30 °C (fig. 4).

Les observations portées sur la figure 4 indiquent tout d'abord que chez les bulbes des divers lots A_2-F_{20} et A_3-F_{20}, la bulbification a pu se déclencher à 30 °C.

L'importance de la bulbification observée après 2 et 4 semaines à 30 °C, respectivement $+ C_2$ et $+ C_4$, dépend de l'intensité de l'induction au départ. Dans le cas où elle est la moins forte, lot A_2-20°-F_{20}, la bulbification qui se manifeste à 30 °C est également la moins importante. Inversement, quand l'induction au départ est la plus forte, lot A_3-30°-F_{20}, la bulbification qui se manifeste à 30°C est la plus importante. Dans tous les cas, le grossissement des bulbes-fils à 30 °C est plus rapide au cours des deux premières semaines que pendant les deux semaines suivantes (fig. 4; comparer les niveaux atteints par la bulbification après 2 et 4 semaines à 30 °C).

Quand les bulbes qui ont commencé à bulbifier à 30 °C sont ensuite placés à 15 °C, on constate que le grossissement ultérieur des bulbes-fils évolue peu quand le passage à 30 °C a duré 2 semaines, $+ C_2$, et pratiquement plus du tout quand le passage à 30 °C a duré 4 semaines, $+ C_4$.

Il ressort également de la figure 4 que lorsque l'induction au départ n'est

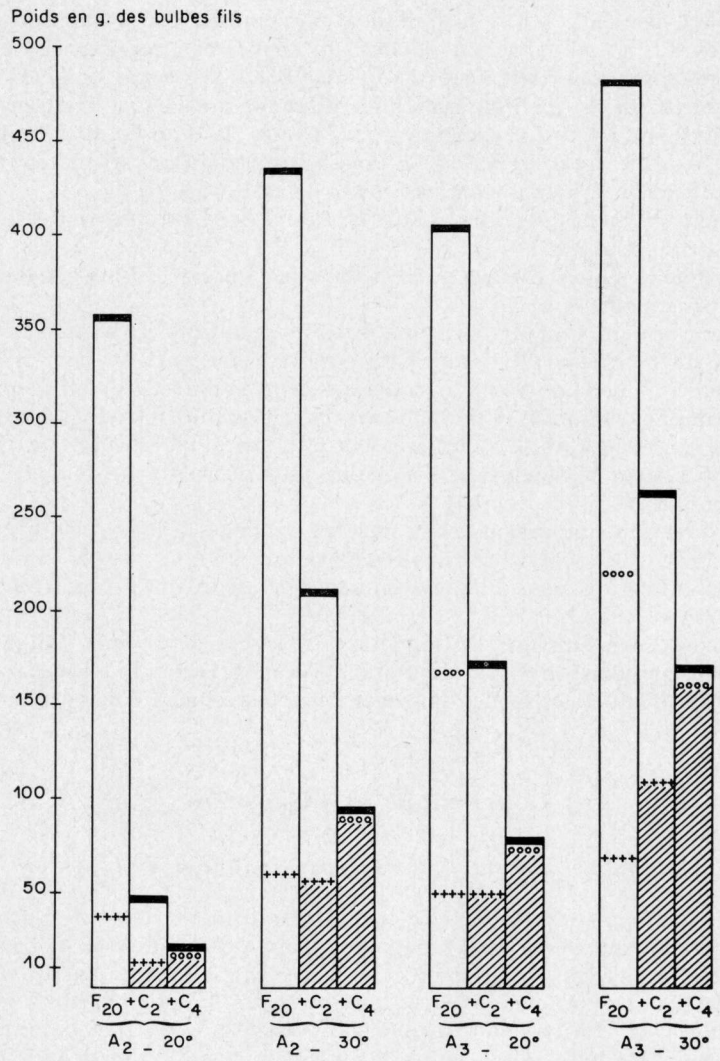


FIG. 4. — *Évolution de la bulbification chez les bulbes conservés à 2°-3 °C pendant 20 semaines, puis mis directement à 15 °C, F_{20}, ou placés pendant 2 ou 4 semaines à 30 °C, respectivement + C_2 et + C_4, avant d'être mis à 15 °C.*

Bulbing evolution in bulbs subjected to a 20 week treatment at 2°-3 °C and then directly placed at 15 °C, F_{20}, or first stored during 2 or 4 weeks at 30 °C, respectively + C_2 and + C_4, and then transferred to 15 °C.

— à 15 °C, le contrôle 4 semaines après la fin du traitement à 2°-3 °C a été seulement réalisé quand la bulbification a commencé aussi vite ou plus vite à 30 °C qu'à 15 °C; lots A_3-20° et A_3-30°.

Bulbification à 15 °C
Bulbification à 30 °C
++++ Contrôle après 2 semaines
oooo ou 4 semaines
Contrôle final

pas trop forte, lot A_2-20°-F_{20}, la bulbification commence à se réaliser plus rapidement à 15 °C qu'à 30 °C (fig. 4; lot A_2-20°, comparer l'importance de la bulbification après 2 semaines soit à 15 °C soit à 30 °C). Par contre, lorsque l'induction est la plus forte, lot A_3-30°-F20, la bulbification commence à se réaliser plus rapidement à 30 °C qu'à 15 °C. Cependant, par la suite, la bulbification continue plus rapidement à 15 °C qu'à 30 °C (fig. 4; lot A_3-30°, comparer les niveaux atteints par la bulbification après 4 semaines soit à 15 °C soit à 30 °C).

Les comportements des lots A_2-30° et A_3-20° sont intermédiaires entre ceux des lots A_2-20° et A_3-30°.

En résumé, les observations portées dans la figure 4 fournissent deux renseignements principaux.

Elles confirment tout d'abord que la suppression de l'induction de la bulbification est un processus progressif. Ceci ressort d'une part du fait qu'à 30 °C la bulbification est plus importante au cours des deux premières semaines qu'au cours des deux semaines suivantes et d'autre part du fait que le grossissement des bulbes-fils qui a commencé à 30 °C peut encore continuer à 15 °C après un traitement de 2 semaines à 30 °C tandis qu'il n'évolue plus quand le traitement à 30 °C a duré 4 semaines.

L'autre résultat important est la mise en évidence d'une possibilité de bulbification à 30 °C. Les observations faites ici montrent que lorsque l'induction est forte, la bulbification peut même commencer à se réaliser plus rapidement à 30 °C qu'à 15 °C, lot A_3-30°-F_{20}.

Il apparaît dès lors que la température élevée exerce une double action : elle stimule la manifestation de la bulbification induite par la température basse, mais dans le même temps elle supprime progressivement son induction.

Conclusions et discussion

1. — *Facteurs influencant l'intensité de l'induction de la bulbification*

Les résultats rapportés dans cette note confirment des observations antérieures (Le Nard et Cohat, 1968) montrant que l'induction de la bulbification est d'autant plus forte que le traitement d'un bulbe à température basse se prolonge.

Ils mettent en outre en évidence qu'un bulbe de Tulipe présente divers degrés de sensibilité à un traitement à température basse d'une durée déterminée : un traitement de 10 ou 20 semaines à 2°-3 °C entraîne une induction de la bulbification d'autant plus forte qu'il est appliqué plus tard, du moins dans les limites étudiées ici, à des bulbes préalablement placés à une température plus élevée, ici 30 °C.

L'intensité de l'induction de la bulbification dépend donc d'une part de la durée du traitement à température basse et d'autre part de l'état physiologique du bulbe lors de son passage à température basse.

2. — *Influence de la température élevée sur l'évolution de la bulbification préalablement induite par la température basse*

Le résultat essentiel de ces expériences est la mise en évidence *qu'une température élevée appliquée à des bulbes préalablement induits à bulbifier, exerce en fait deux actions opposées : elle favorise la bulbification mais dans le même temps elle supprime de façon progressive son induction.*

Quand l'induction est faible, lots A_1 et A_2F_{10}, l'action de suppression semble l'emporter et la bulbification ne se manifeste pas. Par contre si l'induction est forte, lot A_3-30°-F_{20}, la bulbification peut commencer à se réaliser plus rapidement à température élevée, 30 °C, qu'à température moyenne, 15 °C. Cependant l'action de suppression de l'induction se manifeste également, car à l'issue d'un passage de 2 ou 4 semaines à 30 °C, la bulbification n'évolue que peu ou très peu.

Quand la bulbification commence à se réaliser puis n'évolue plus, on est en présence de ce que nous avons appelé une bulbification incomplète (LE NARD, 1972, 1975). C'est ce qui a été observé ici dans les lots A_2 et A_3-F_{20} C.

Rappelons cependant, comme cela a déjà été signalé (LE NARD, 1972), que dans le cas de bulbes très fortement induits à bulbifier (bulbes conservés pendant des temps très longs à température basse), un passage ultérieur à température élevée se traduit par une bulbification complète très rapide. Dans ce cas-là une suppression, même partielle, de l'induction ne peut être obtenue et seule l'action favorable de la température élevée sur la réalisation de la bulbification se manifeste.

Il ressort de tout ceci qu'à l'issue d'un passage à température élevée le comportement de bulbes préalablement induits à bulbifier dépend d'une part de l'intensité de l'induction de la bulbification et d'autre part de la durée du passage à température élevée. Entre la suppression complète de l'induction et une bulbification complète rapide, tous les intermédiaires existent.

3. — *Rôle de la température élevée dans la possibilité de croissance chez la Tulipe; importance de la notion d'état physiologique du bulbe*

La première partie des résultats de cette note indique que les conditions de conservation appliquées aux bulbes dès leur récolte, 20 °C ou 30 °C, influencent la vitesse de réalisation de la bulbification observée après un traitement ultérieur à température basse.

Dans ces expériences, les bulbes à l'issue de leur passage à 2°-3 °C ont été placés à 15 °C, à l'obscurité, sans être plantés. Dans ces conditions, la bulbification est pratiquement le seul processus de croissance à se manifester et se réalise sans doute presque exclusivement à partir des réserves des bulbes-mères dont les écailles se vident. Il apparaît alors que les conditions de conservation appliquées aux bulbes avant leur passage à température basse, influenceraient les possibilités ultérieures de mobilisation des réserves nécessaires à la croissance des bulbes-fils. Les différences de comportement des bulbes placés soit à 20 °C soit à 30 °C dès leur récolte, indiquent que la température élevée apparaît comme l'agent qui permettrait une utilisation ultérieure plus précoce et plus rapide des réserves des bulbes quand ils sont placés dans des conditions qui permettent la croissance des bulbes-fils, c'est-à-dire à température basse et à température moyenne.

Les mécanismes par lesquels la température élevée interviendrait pour permettre une mobilisation ultérieure plus rapide des réserves restent à déterminer. Peut-être faudrait-il voir si chez le bulbe de Tulipe, la température élevée n'entraîne pas une réduction des inhibiteurs de croissance, comme cela a pu être mis en évidence chez le bulbe d'Iris, par TSUKAMOTO et ANDO (1973).

Des travaux antérieurs (LE NARD, 1972, 1975) ont montré que le bulbe de Tulipe doit avoir atteint un certain stade de « maturité physiologique » pour réagir à l'action ultérieure d'un traitement à température basse. Quand le traitement à température basse est appliqué avant ce stade, il n'induit aucun processus de

croissance et a pour seul effet de retarder l'évolution du bulbe vers la « maturité physiologique ». Dans ce cas, on peut supposer que le bulbe est dans un état tel qu'à l'issue d'un traitement à température basse ses réserves ne pourraient être mobilisées et, par suite, aucune croissance d'organe-fils ne serait possible.

Les observations faites au cours du présent travail suggèrent qu'une mobilisation rapide des réserves du bulbe à l'issue d'un traitement à température basse ne se réalisera que si son évolution physiologique est suffisante au départ. Cette évolution est accélérée par les températures élevées appliquées au bulbe dès sa récolte, ou qu'il reçoit naturellement dans le sol.

Le comportement du bulbe tel qu'il ressort de toutes ces observations permet d'imaginer *un schéma qui conduit à distinguer trois phases dans la croissance chez la Tulipe.*

La première phase, dont le déroulement serait accéléré par la température élevée, correspondrait à l'acquisition d'une aptitude à la croissance. Au cours de cette phase, le bulbe serait le siège d'une évolution physiologique telle que ses réserves deviendraient disponibles pour une croissance ultérieure. La première étape de cette évolution serait « la maturité physiologique ». A partir de ce stade, les réserves du bulbe deviendraient de plus en plus disponibles, comme le suggèrent les observations faites au cours du présent travail. Cependant si les bulbes sont maintenus à température élevée, et bien que l'aptitude à la croissance existe, aucun processus de croissance ne se manifestera.

Pour cela, le bulbe doit ensuite passer par une deuxième phase, accélérée par la température basse, qui serait la préparation à la croissance (induction des processus de croissance).

Enfin, la troisième phase serait la croissance proprement dite des organes-fils du bulbe. Celle-ci nécessite la mobilisation effective des réserves du bulbe et sa réalisation est favorisée par des températures moyennes à élevées.

Ce schéma, proposé à partir d'observations portant sur la possibilité d'induction puis sur la réalisation de la bulbification, est très comparable à celui qui découle des travaux de BLAAUW *et al.* concernant l'élongation des organes aériens (HARTSEMA, 1961).

Dans ce dernier schéma, on distingue également trois phases : une phase de différenciation d'organes (bourgeon floral), une phase de préparation à l'élongation et une phase d'élongation proprement dite.

Le schéma qui découle des travaux de BLAAUW *et al.* et celui proposé ici diffèrent par la nature de leur première phase. Dans le schéma de BLAUUW *et al.*, la différenciation du bourgeon floral est seule prise en considération. Le contrôle de cette différenciation permet de déterminer le point de départ de la deuxième phase, c'est-à-dire le passage des bulbes à température basse en vue de l'obtention d'une floraison hâtée d'une qualité commerciale correcte.

Dans le schéma proposé ici, c'est l'état physiologique du bulbe qui est pris en considération au cours de la première phase. Ceci découle du fait que l'aptitude à la croissance dépend de l'état physiologique du bulbe au départ et non pas du degré de différenciation du bourgeon floral, comme nous l'avons vu plus haut (tabl. 1).

Il est d'ailleurs apparu que l'évolution physiologique du bulbe peut se réaliser en l'absence de toute organogenèse visible au niveau du bourgeon floral.

Quand le bulbe a atteint sa « maturité physiologique » (acquisition de l'aptitude à la croissance), un traitement à température basse peut alors induire les processus de croissance. Le degré de différenciation du bourgeon floral intervient seulement à partir de ce stade, au niveau des possibilités d'expression de l'élon-

gation. En effet, selon le degré de différenciation du bourgeon floral au moment de l'application du traitement à température basse, l'élongation pourra ou non s'exprimer « normalement » (LE NARD et COHAT, 1968; LE NARD, 1972, 1975, 1977).

Ces conclusions qui conduisent à mettre l'accent sur l'état physiologique du bulbe plutôt que sur le degré de différenciation du bourgeon floral ont leur importance. En effet, dans beaucoup d'expériences, le degré de différenciation du bourgeon floral a servi, et sert encore, très souvent de point de repère dans la mise en place de nombreuses expériences portant sur l'étude de la croissance de la Tulipe. Or, les résultats rapportés dans cette note montrent que *l'observation d'un même degré de différenciation du bourgeon floral ne signifierait pas que l'état physiologique du bulbe est toujours le même.* Des expériences actuellement en cours devraient apporter des précisions supplémentaires sur ce sujet.

Les résultats rapportés dans ce travail, et qui s'ajoutent à des observations antérieures (LE NARD, 1972, 1975), s'ils contribuent à mettre en évidence l'importance de l'état physiologique du bulbe de Tulipe conduisent également à se demander s'il n'est pas possible de rattacher cette notion à d'autres phénomènes connus, ou du moins bien caractérisés, chez d'autres plantes.

Le fait le plus important mis en évidence par nos travaux est le suivant : pendant une partie de son cycle, jusqu'à ce qu'il atteigne ce que nous avons appelé la « maturité physiologique », un bulbe de Tulipe est dans un état tel qu'il ne peut réagir à l'action des facteurs externes favorables à l'induction et à la réalisation des processus de croissance. Cette situation nous paraît très proche d'un état de dormance qui, pour CHOUARD (1951), est « un état de repos dont la cause actuelle réside dans l'organe dormant lui-même », ce qui signifie (CHAMPAGNAT, 1969), qu' « un organe dormant placé dans les conditions les plus favorables à la croissance n'évolue pas ».

Pourrait-on alors parler de dormance d'un bulbe de Tulipe? Comme l'évolution physiologique du bulbe semble pouvoir se réaliser indépendamment de l'organogenèse, la dormance concernerait-elle alors le bulbe dans son ensemble et non les seuls bourgeons? Une discussion de ces problèmes nécessitera une revue plus globale des résultats actuellement disponibles chez la Tulipe.

Reçu pour publication en avril 1980.

Summary

Effects of different temperature treatments on bulbing induction and its suppression in Tulip bulbs

Tulip bulbs, cv. « Paul Richter », were stored at 2°-3 °C immediately after harvest or after previous storage for 2 or 5 weeks at 20 °C or 30 °C. Following a 10 week or a 20 week treatment at 2°-3 °C the bulbs were directly placed at 15 °C to determine the intensity of bulbing induction or were first subjected to a 2 week or a 4week treatment at 30 °C before to be placed at 15 °C, to study the possibilities of suppression of bulbing induction.

The results confirm that bulbing induction becomes stronger when the duration of the 2°-3 °C treatment is extended. Furthermore they show that following 2°-3 °C treatments of the same duration, bulbing induction is stronger when the bulbs have been previously stored during a longer period at high temperature, 30 °C.

As a 30 °C pre-treatment leads to a more rapid bulbing after a cold storage, it appears that the high temperature would allow a more rapid subsequent bulb reserves mobilization necessary to ensure daughter-bulbs enlargement.

In this experiment, it is shown that the observation of the stage of flower bud differentiation does not adequately define the physiological state of a tulip bulb.

When bulbing induction becomes stronger, its suppression by a subsequent treatment at 30 °C becomes also more difficult to be obtained. It appears, moreover, that a high temperature treatment applied to bulbs previously stored at low temperature, has two opposed effects : it enhances bulbing and in the same time, progressively, it suppresses its induction. The behaviour of a bulb is the result of these effects and is conditionned on one hand by the intensity of bulbing induction and on the other hand by the duration of the high temperature treatment.

Références bibliographiques

AOBA T., 1976. Effects of temperature on bulb and tuber-formation in bulbous and tuberous crops : IX. On the bulb formation in tulip. *Bull. Yamagata Univ., Agr. Sci.*, **7**, (3), 387-399.

BEIJER J. J., 1942. De terminologie van de bloemaanleg der bloembolgewassen. *Meded. Landbouwhogesch. Wageningen*, **46** (15), 1-17.

CHAMPAGNAT P., IN CHAMPAGNAT P., BAILLAUD L., OZENDA P., 1969. *Biologie végétale. III. Croissance, morphogénèse, reproduction.* p. 195. Ed. Masson et Cie, Paris.

CHOUARD P., 1951. *Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage. Thermopériodisme.* C.D.U., Paris.

HARTSEMA A. M., 1961. Influence of temperature on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Handbuch der Pflanzenphysiologie.* W. Ruhland (Ed.), **16**, 123-167, Springer Verlag, Berlin.

LE NARD M., 1972. Incidence de séquences de hautes et basses températures sur la différenciation des bourgeons, l'enracinement et la bulbification chez la Tulipe. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, (1), 39-59.

LE NARD M., 1975. Studies on the possibility of delaying flowering of tulip. *Acta Hort.*, **47**, 251-258.

LE NARD M., 1977. La différenciation florale chez la Tulipe et l'Iris bulbeux. Relations entre floraison et bulbification. *Sélectionneur fr.*, **23**, 33-40.

LE NARD M., COHAT J., 1968. Influence des températures de conservation des bulbes sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la Tulipe (*Tulipa gesneriana L.*). *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, (2), 181-215.

TSUKAMOTO Y., ANDO T., 1973. The change of amount of inhibitors inducing dormancy in the dutch iris bulb. *Proc. Japan Acad.*, **49**, 8, 627-632.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 469-478.

Influence d'un traitement à température élevée appliqué après une conservation des bulbes à température basse sur l'élongation de la hampe florale de la Tulipe

M. LE NARD

Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à bulbes, I.N.R.A., 29207 Landerneau

Résumé

Des bulbes de Tulipe, cvs. « Olaf » et « Apeldoorn », possédant un bourgeon floral complètement différencié sont placés à 5 °C. Après 6 semaines à 5 °C, une partie des bulbes est plantée tandis que les autres sont soit maintenus à 5 °C soit placés à 27 °C pendant 1, 2 ou 3 semaines avant plantation.

Les observations confirment que la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C conduit à une élongation plus précoce et plus importante des hampes florales (hampes florales plus longues lors de la floraison et en fin d'élongation).

Le passage des bulbes à 27 °C influence d'une part la possibilité de floraison et d'autre part l'élongation des hampes florales.

La prolongation du traitement à 27 °C au-delà de 2 semaines pour « Olaf » et au-delà d'une semaine pour « Apeldoorn » entraîne la destruction de la fleur.

Quand la floraison est normale, le passage des bulbes à 27 °C conduit à une floraison plus précoce et à l'obtention de plantes plus longues lors de la floraison. L'influence due à un passage d'une semaine à 27 °C est supérieure à celle qui résulte de la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C.

Introduction

Les travaux de BLAAUW *et al.* (cités par HARTSEMA, 1961) ont mis en évidence l'effet bénéfique d'un passage des bulbes de Tulipe à température basse sur la stimulation ultérieure de l'élongation de la hampe florale.

D'autres résultats (LE NARD et COHAT, 1968) montrent que la température basse induit simultanément la bulbification, c'est-à-dire la transformation des bourgeons végétatifs en bulbes-fils, et la stimulation de l'élongation. L'induction due à un traitement à température basse appliqué au bulbe quelques jours après sa récolte peut parfois être supprimée par un traitement ultérieur à température élevée (LE NARD et COHAT, 1968; LE NARD, 1972, 1975, 1977).

Des observations plus récentes (LE NARD, 1980) portant sur l'induction de la bulbification, indiquent qu'un traitement à température basse entraîne une induction d'autant plus importante qu'il est appliqué plus tard après la récolte des bulbes et, simultanément, la suppression de l'induction par un traitement ultérieur à température élevée devient de plus en plus difficile à obtenir.

A la suite de ces observations, il a paru intéressant d'étudier l'influence, sur l'élongation de la hampe florale, d'un traitement à température élevée faisant suite à un traitement à température basse appliqué à des bulbes possédant déjà un bourgeon floral complètement différencié. Chez de tels bulbes, un traitement à température basse induit une stimulation de l'élongation des organes aériens qui peut se manifester rapidement après plantation.

Matériel et méthodes

Des bulbes, d'une circonférence comprise entre 11 et 12 cm, des cultivars « Olaf » et « Apeldoorn », sont placés à 20 °C depuis leur récolte, début du mois de juin, jusqu'au 18 octobre. Au cours de cette période, la différenciation florale a pu se réaliser et était complète dès le début du mois d'août chez les deux cultivars.

A partir du 18 octobre, 210 bulbes par cultivar sont placés à 5 °C. Ils reçoivent ensuite, à raison de 30 bulbes par lot, les traitements suivants : 6, 7, 8 ou 9 semaines à 5 °C, et 6 semaines à 5 °C suivies de 1, 2 ou 3 semaines à 27 °C.

A l'issue de ces divers traitements, les bulbes sont plantés dans une serre dont la température de l'air est maintenue entre 14° et 17 °C. Les dates de plantation sont donc :

— le 29 novembre : pour le lot 6 semaines à 5 °C;
— le 6 décembre : pour le lot 7 semaines à 5 °C et le lot 6 semaines à 5 °C + 1 semaine à 27 °C;
— le 13 décembre : pour le lot 8 semaines à 5 °C et le lot 6 semaines à 5 °C + 2 semaines à 27 °C;
— le 20 décembre : pour le lot 9 semaines à 5 °C et le lot 6 semaines à 5 °C + 3 semaines à 27 °C.

Des courbes de croissance ont été établies en prenant en considération la taille maximum des plantes, fournie par la pointe des feuilles, puis par la hampe florale jusqu'au point d'insertion de la fleur.

Par ailleurs, au moment de la floraison, la longueur de la partie aérienne de la hampe florale jusqu'au point d'insertion de la fleur, a été mesurée chez les plantes des divers lots.

Après l'arrêt de leur élongation, les plantes ont été récoltées et mesurées en prenant cette fois pour origine la base de la hampe florale à partir du plateau du bulbe.

Résultats

1. — *Influence du traitement thermique des bulbes sur le nombre de plantes ayant fleuri*

Les plantes issues des bulbes placés à 5 °C pendant 6, 7, 8 ou 9 semaines, ont toutes fleuri. Par contre, la floraison des plantes issues des bulbes ayant reçu un traitement à 27 °C varie selon le cultivar et selon la durée du traitement à 27 °C.

TABLEAU I

Nombre de plantes ayant fleuri à la suite du passage des bulbes à 27 °C (30 bulbes plantés)
Number of flowering plants following bulb storage at 27 °C (30 bulbs planted)

Tt. / cv.	6 semaines à 5 °C		
	+ 1 semaine à 27 °C	+ 2 semaines à 27 °C	+ 3 semaines à 27 °C
« Olaf »	30	29	0
« Apeldoorn »	30	4	0

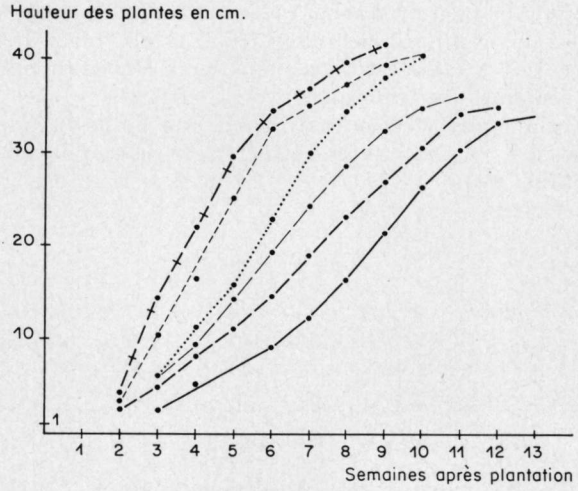


FIG. 1. — *Influence du traitement des bulbes à 27 °C sur l'élongation des plantes; cv. « Olaf »*
Effect of bulb treatment at 27 °C on plant elongation; cv. « Olaf »

- ——— 6 sem. 5 °C
- — — — 7 sem. 5 °C
- —— —— 8 sem. 5 °C
- ..... 9 sem. 5 °C
- + — + 6 sem. 5 °C + 1 sem. 27 °C
- - - - - - - 6 sem. 5 °C + 2 sem. 27 °C

Après un traitement d'une semaine à 27 °C, la floraison est normale chez les deux cultivars (tabl. I). Quand le traitement à 27 °C dure deux semaines, la floraison du cultivar « Olaf » est normale, alors que l'on observe l'avortement presque généralisé des fleurs du cultivar « Apeldoorn » (tabl. I). L'avortement des fleurs devient général chez les deux cultivars quand le passage à 27 °C dure 3 semaines (tabl. I). Des dissections de bulbes ont permis de constater que chez ces lots, le déssèchement de la fleur était déjà notable dès la fin du traitement à 27 °C.

2. — *Précocité d'élongation des plantes ; précocité de floraison*

Seuls les lots ayant fleuri normalement seront étudiés.

a) *Cultivar « Olaf »*

Les courbes de la figure 1 permettent d'abord de vérifier que la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C entraîne une élongation de plus en plus précoce après la plantation.

Il apparaît par ailleurs que le passage des bulbes pendant 1 ou 2 semaines à 27 °C a pour effet de permettre une élongation plus précoce des organes aériens des plantes. Les plantes issues des bulbes placés à 27 °C entrent plus rapidement dans la phase d'élongation active que les plantes produites par les bulbes immédiatement plantés à la fin du traitement à 5 °C (fig. 1).

Le passage des bulbes à 27 °C a donc eu pour effet de stimuler l'élongation des plantes. La stimulation est sensiblement la même que le traitement à 27 °C dure 1 ou 2 semaines.

La stimulation d'élongation due au passage des bulbes à 27 °C est nettement supérieure à celle qui résulte de la prolongation, d'une durée identique, du traitement à 5 °C (fig. 1 et 2). Elle est même supérieure à celle qu'entraîne la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C (fig. 1).

A une élongation plus précoce correspond une floraison plus précoce, et le passage des bulbes à 27 °C réduit très nettement le délai qui sépare la plantation de la floraison (tabl. 2, fig. 2).

TABLEAU 2

Durée, en jours, du délai plantation — 75 p. 100 de floraison selon le traitement appliqué aux bulbes

Duration, in days, of the period planting — 75 p. 100 flowering according to the treatment applied to the bulbs

Tt. / cv.	6 sem. 5 °C	6 sem. 5 °C + 1 sem. 27 °C	6 sem. 5 °C + 2 sem. 27 °C	7 sem. 5 °C	8 sem. 5 °C	9 sem. 5 °C
« Olaf » . . .	69	43	46	59	54	50
« Apeldoorn » .	83	56	—	67	64	59

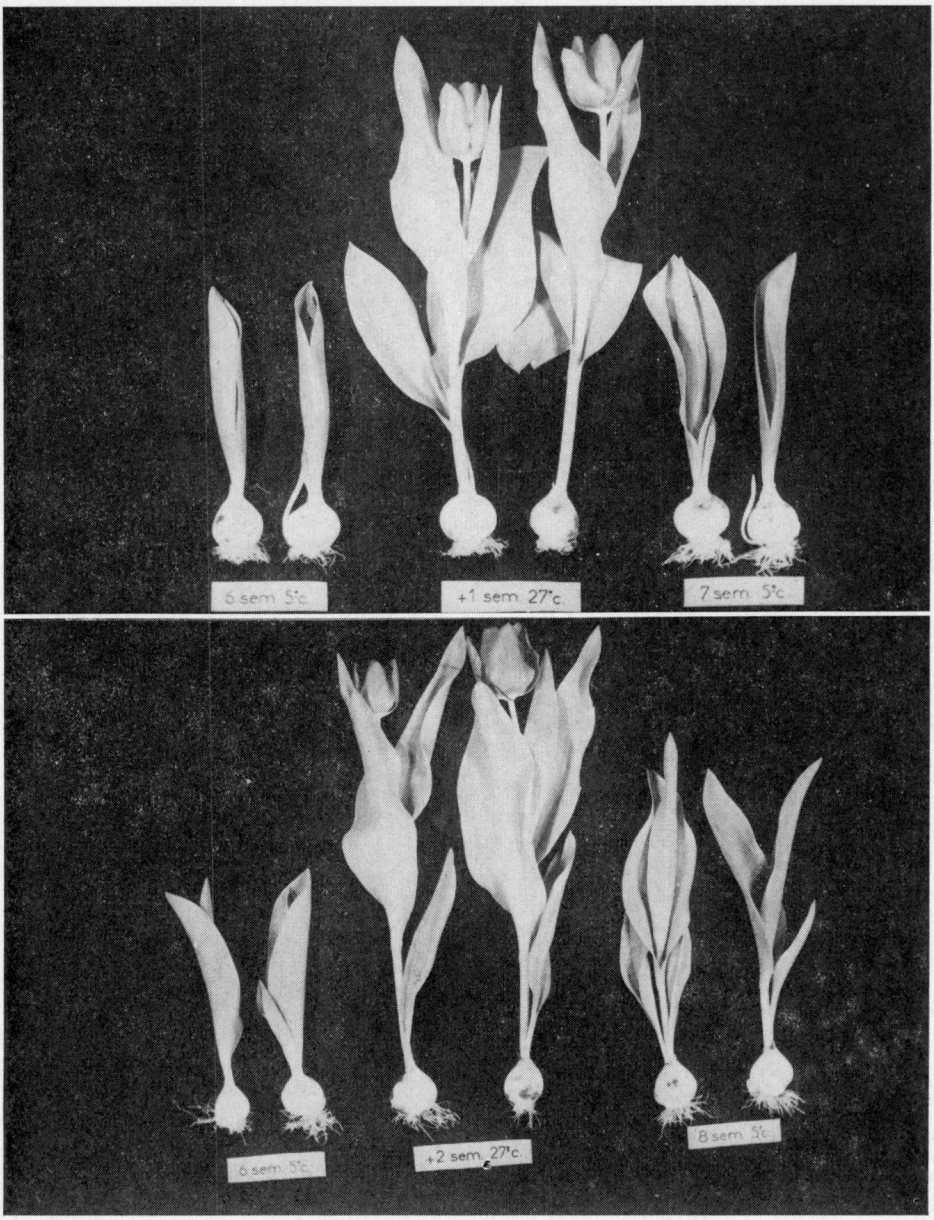


FIG. 2. — *Influence d'un passage de 1 ou 2 semaines à 27 °C sur la précocité de floraison, cv. « Olaf »*
Effect of a 1 week or a 2 week treatment at 27 °C on flowering earliness; cv. « Olaf »

b) *Cultivar « Apeldoorn ».*

Les courbes de la figure 3 montrent que, comme chez « Olaf », le passage des bulbes à 27 °C permet aux plantes de manifester plus tôt une élongation active. Cette stimulation d'élongation due au traitement d'une semaine à 27 °C est même

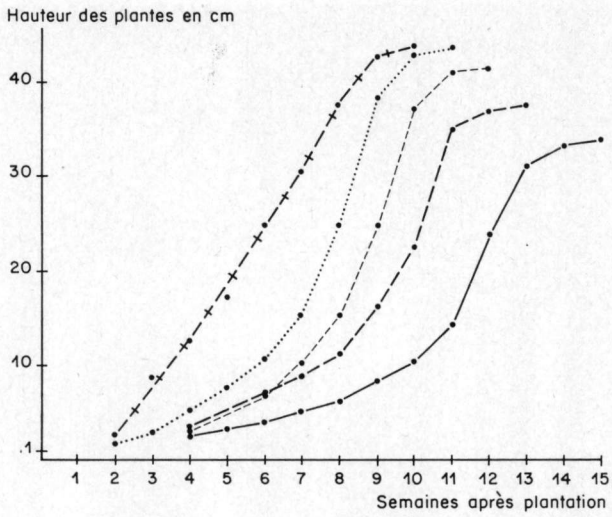


FIG. 3. — *Influence du traitement des bulbes à 27 °C sur l'élongation des plantes, cv. « Apeldoorn »*
Effect of bulb treatment at 27 °C on plant elongation; cv. « Apeldoorn »

- ——— 6 sem. 5 °C
- — — — 7 sem. 5 °C
- - - - - - - 8 sem. 5 °C
- . . . . . 9 sem. 5 °C
- + — + 6 sem. 5 °C + 1 sem. 27 °C

supérieure à celle qui résulte de la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C. Cette stimulation se traduit également par une floraison plus précoce (tabl. 2).

3. — *Longueur de la hampe florale au moment de la floraison et en fin d'élongation*

Les résultats portés dans le tableau 3 indiquent que le passage des bulbes à 27 °C conduit à l'obtention de plantes plus longues au moment de la floraison. L'influence du passage à 27 °C, particulièrement importante chez le cultivar « Apeldoorn », est supérieure à celle qui résulte de la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C.

Il apparaît également que par rapport au traitement de 6 semaines à 5 °C le traitement de 6 semaines à 5 °C suivi d'un passage à 27 °C entraîne une augmentation assez nette de la longueur finale des hampes florales (tabl. 4). L'influence du passage à 27 °C est pratiquement équivalente à celle qu'entraîne la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C.

La longueur finale plus importante des hampes florales produites par les bulbes ayant reçu un traitement à 27 °C, résulte soit d'une élongation plus forte des entrenœuds de la base, cv. « Olaf », soit d'une élongation plus forte de tous les entrenœuds, cv. « Apeldoorn ».

TABLEAU 3

Longueur moyenne, en cm, des hampes florales au moment de la floraison
Average length, in cm, of the flower shoots at anthesis

— longueur prise à partir du niveau du sol jusqu'à la base du bouton floral au stade bouton coloré.

Tt / cv.	6 sem. 5 °C	6 sem. 5 °C + 1 sem. 27 °C	6 sem. 5 °C + 2 sem. 27 °C	7 sem. 5 °C	8 sem. 5 °C	9 sem. 5 °C
« Olaf » . . .	15,3	24,3	22,8	16,1	16,7	19,8
« Apeldoorn » .	8,1	38,4	—	12,2	17,9	23,2

TABLEAU 4

Longueur moyenne, en cm, des divers entrenœuds et longueur moyenne totale des hampes florales en fin d'élongation
Average length, in cm, of the internodes and average total length of the flower shoots at cessation of elongation

— L'entrenœud 1 est celui de la base de la hampe florale.

	« Olaf »					« Apeldoorn »				
	entrenœud n°				longueur totale	entrenœud n°				longueur totale
	1	2	3	4		1	2	3	4	
6 sem. 5 °C	7,7	3,8	4,7	23,8	40,0	5,3	4,0	6,0	23,0	38,3
6 sem. 5 °C + 1 sem. 27 °C	11,2	5,8	5,8	23,8	46,6	8,2	5,8	8,1	28,8	50,9
6 sem. 5 °C + 2 sem. 27 °C	12,0	5,9	5,6	23,1	46,6	—	—	—	—	—
7 sem. 5 °C	8,1	4,0	4,5	23,9	40,5	5,9	4,4	6,1	24,2	40,6
8 sem. 5 °C	8,7	4,4	4,7	24,8	42,6	8,5	5,4	6,9	26,3	47,1
9 sem. 5 °C	10,0	6,0	4,3	26,6	46,9	9,2	5,8	7,6	29,6	52,2

Conclusions et discussion

Un traitement à 27 °C, appliqué à des bulbes de Tulipe préalablement placés pendant 6 semaines à 5 °C, influence très nettement l'élongation des hampes florales et la floraison des plantes produites par ces bulbes.

L'influence du traitement à 27 °C se manifeste d'abord au niveau de la possibilité de floraison des plantes. Il est en effet apparu que lorsque le traitement à 27 °C se prolonge, on observe l'avortement des fleurs. Cet avortement se manifeste après 3 semaines de traitement à 27 °C chez « Olaf ». et après 2 semaines de traitement à 27 °C chez «Apeldoorn ». Il semble donc exister des différences entre cultivars quant à la sensibilité à l'avortement de la fleur à la suite du traitement à température élevée.

Quand il n'entraîne pas l'avortement des fleurs, le passage des bulbes à 27 °C stimule l'élongation des hampes florales et conduit à une floraison plus précoce. Ce dernier effet de la température élevée avait déjà été noté par d'autres auteurs (Hoogeterp, 1969; Rees, 1973; Fortanier et van Brenk, 1975; Mœ et Koller Hagness, 1975).

Comment pourrait s'expliquer cette influence de la température élevée?

Des travaux antérieurs (Le Nard et Cohat, 1968) ont montré que l'influence d'un traitement à température basse peut parfois être supprimée par un traitement ultérieur des bulbes à température élevée. Ce résultat a été confirmé pour ce qui concerne l'induction de la bulbification (Le Nard, 1972, 1975). Des observations récentes (Le Nard, 1980) apportent des indications complémentaires sur l'intensité de l'induction de la bulbification due à un traitement à température basse. Il est apparu que l'induction de la bulbification est d'autant plus faible que le traitement à température basse est appliqué plus tôt après la récolte des bulbes, et par suite la suppression complète de cette induction est plus facile à obtenir par un traitement ultérieur des bulbes à température élevée. Par ailleurs, il a été mis en évidence que lorsque l'induction de la bulbification dépasse une certaine intensité, un traitement ultérieur à température élevée exerce une double action : il supprime progressivement l'induction de la bulbification mais dans le même temps il stimule la manifestation de la bulbification elle-même. Le comportement du bulbe est alors la résultante de ces deux actions opposées et dépend d'une part de l'intensité de la bulbification et d'autre part de la durée du traitement à température élevée.

Dans le cas de l'élongation des organes aériens, il a été possible d'obtenir la suppression complète de la stimulation due à des traitements de 5 et 10 semaines à 2°-3 °C appliqués dès la récolte des bulbes (Le Nard et Cohat, 1968). Ce résultat laisse supposer que l'induction due à ces traitements, appliqués dès la récolte des bulbes, était faible. La situation serait donc analogue à celle décrite plus haut pour la bulbification. On peut dès lors également admettre qu'un traitement à température basse appliqué longtemps après la récolte des bulbes entraînerait une plus forte induction de la stimulation des organes aériens. Cette induction aurait en outre la possibilité de s'exprimer très rapidement car les bulbes possèdent alors des organes (racines, organes aériens) aptes à s'allonger immédiatement. Dans ce cas, à la suite de l'application de la séquence température basse-température élevée, la température élevée pourrait stimuler la manifestation de l'élongation, comme cela a été observé dans le cas de la bulbification, et conduirait donc à l'obtention des floraisons plus précoces.

Cependant, dans les expériences rapportées ici, la stimulation par la température élevée de l'élongation préalablement induite par la température basse n'expliquerait pas tout. En effet, on n'observe pas seulement un déplacement dans le temps de la croissance des plantes, mais également une élongation plus forte. Ainsi les plantes issues des bulbes placés à 27 °C entrent non seulement plus tôt dans une phase de croissance rapide, mais leur longueur tant à la floraison qu'en fin d'élongation est nettement supérieure à celle des plantes produites par les bulbes immédiatement plantés après un traitement de 6 semaines à 5 °C (tabl. 3 et 4).

En fait, le passage des bulbes à 27 °C exerce sur l'élongation de la hampe florale une influence comparable à celle qui résulte de la prolongation du traitement des bulbes à température basse (Le Nard et Cohat, 1968; Rees, 1969). Notons cependant que dans cette expérience l'influence d'un passage d'une semaine à 27 °C tend à être plus forte que celle qui a fait suite à la prolongation de 6 à 9 semaines du traitement à 5 °C.

Selon Rees (1969), une prolongation du traitement des bulbes à température basse entraîne une élongation cellulaire plus importante qui est à l'origine d'une longueur supérieure des hampes florales. Il serait évidemment intéressant de savoir par quel(s) mécanisme(s) un traitement à température élevée peut conduire au même résultat final, du moins apparemment, qu'un traitement à température basse. L'aspect des courbes de croissance laisse supposer que ce(s) mécanisme (s) ne serait peut-être pas le même dans les deux cas.

Pour essayer d'obtenir d'autres informations sur le mode d'action possible du passage à température élevée, il paraît également nécessaire de compléter ce travail par l'étude de l'évolution de la bulbification afin de voir si les relations entre élongation et bulbification ne sont pas modifiées à la suite du passage des bulbes à température élevée.

Il faut signaler qu'une étude des possibilités de suppression de la stimulation de l'élongation chez des bulbes possédant un bourgeon floral bien différencié lors de leur mise à température basse, paraît assez difficile à réaliser. En effet, il est bien connu, et les observations faites au cours de ce travail le montrent, que l'application ultérieure d'un traitement prolongé à température élevée entraîne la destruction de la fleur (tabl. I). Or l'absence de fleur modifie considérablement l'élongation de la hampe florale (Op den Kelder *et al.*, 1971).

Sur un plan pratique, dans le domaine du forçage, il paraît intéressant d'essayer de tirer parti des résultats rapportés dans cette note. Les expériences faites à ce jour, dont les résultats ont déjà été partiellement publiés (Le Nard, 1978), indiquent que l'utilisation de la séquence température basse-température élevée pendant la préparation des bulbes pour le forçage est parfois assez délicate. Dans certaines conditions, que des essais en cours devraient permettre de préciser, elle pourrait néanmoins se révéler intéressante et permettrait de réduire la durée de forçage des bulbes en serre.

Reçu pour publication en avril 1980.

Summary

Effects of a high-temperature treatment applied after a low-temperature storage of bulbs on the elongation of tulip flower shoot

Tulip bulbs, cvs. « Olaf » and « Apeldoorn » showing a completely differentiated flower bud were stored at 5 °C. After a 6 week treatment at 5 °C the bulbs were either planted or stored for 1, 2 or 3 supplementary weeks at 5 °C or 27 °C before planting.

The results confirm that extending from 6 to 9 weeks the 5 °C treatment leads to an earlier elongation and to longer flower shoots.

Storing the bulbs at 27 °C affects flowering and the elongation of the flower shoot. Extending the 27 °C treatment more than 2 weeks for « Olaf » and more than 1 week for « Apeldoorn » results in flower destruction.

When anthesis can take place, a 27 °C treatment causes earlier flowering and longer flower shoot at anthesis. The effects of a 1 week treatment at 27 °C are more important than those following the extension from 6 to 9 weeks of the 5 °C treatment.

Références bibliographiques

FORTANIER E. J., van BRENK G., 1975. Dormancy of seeds as compared with dormancy of bulbs in Tulips. *Acta Hort.*, **47**, 331-338.

HARTSEMA A. H., 1961. Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Handbuch der Pflanzenphysiol.*, W. RUHLAND (Ed.), **16**, 123-167.

HOOGETERP P., 1969. Invloed van de omstandigheden tijdens het transport en de daarop volgende bewaring op het bloeivermogen van bloembollen. *Jversl. Lab. Bloemb. Onderz.*, Lisse, 1968, p. 69-95.

Op den KELDER P., BENSCHOP M., De HERTOGH A. A., 1971. Factors affecting floral stalk elongation of flowering Tulips. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **96**, (5), 603-605.

LE NARD M., 1972. Incidence de séquences de hautes et basses températures sur la différenciation des bourgeons, l'enracinement et la bulbification chez la Tulipe. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, (1) 39-59.

LE NARD M., 1975. Studies on the possibility of delaying flowering of Tulip. *Acta Hort.*, **47**, 251-258.

LE NARD M., 1977. La différenciation florale chez la tulipe et l'iris bulbeux. Relations entre floraison et bulbification. *Sélectionneur fr.*, **23**, 33-40.

LE NARD M., 1978. Travaux sur tulipe, iris bulbeux et narcisse; in « *Recherches sur les plantes florales à bulbes en France. I. Travaux menés à la Station de Landerneau* »; p. 20. Edité par l'I.T.I.H.

LE NARD M., 1980. Influence de différents traitements thermiques sur l'intensité de l'induction de la bulbification et sa suppression chez le bulbe de tulipe. *Ann. Amélior. Plantes*, **30** (4) 455-468.

LE NARD M., COHAT J., 1968. Influence des températures de conservation des bulbes sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la Tulipe (*Tulipa Gesneriana* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 2, 181-215.

MŒ R., KOLLER HAGNESS A., 1975. The influence of storage temperature and 2-chloroethyl phosphonic acid (ethephon) on shoot elongation and flowering in tulips. *Acta Hort.*, **47**, 307-318.

REES A. R., 1969. Effects of duration of cold treatment on the subsequent flowering of tulips. *J. hort. Sci.*, **44**, 27-36.

REES A. R., 1973. Effects on tulip bulbs of warm storage following low-temperature treatment. *J. hort. Sci.*, **48**, 149-154.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 479-498.

Liaisons entre le développement et la morphologie du Blé tendre d'hiver

I. — Stades de développement de l'apex, apparition des feuilles et croissance de la tige

R. DELECOLLE et J.C. GURNADE*

Station de Bioclimatologie, Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A., 84140 Montfavet

Résumé

Cet article examine les relations entre le développement et la croissance du Blé d'hiver (variété « Talent »), en conditions naturelles, dans le cas des maîtres-brins et des talles primaires. L'apparition macroscopique des feuilles, les stades phénologiques de l'apex pendant son développement floral, le début de croissance des entrenœuds, sont utilisés comme repères dans l'évolution de la plante. La succession de ces repères est examinée dans l'échelle calendaire et dans celle de la somme des températures moyennes journalières positives à partir du semis. La somme des températures est très liée au nombre de feuilles, ainsi qu'à l'apparition des stades de l'apex, mais, dans aucune échelle, le rythme d'apparition de ces repères n'est constant pour toute la vie de la plante. On ne trouve aucune relation précise entre apparition des stades de l'apex et début de croissance des entrenœuds. Les relations entre croissance et développement sont donc difficiles à appréhender en conditions naturelles et dans une échelle climatique simple, mais cette étude souligne l'utilité de la somme des températures depuis le semis, et met en évidence les stades phénologiques les plus importants dans l'étude de la plante.

1. — Introduction

Pendant une grande partie de son cycle, une plante est le siège de phénomènes intégrés qui se manifestent à l'observateur par l'apparition et le grandissement d'organes.

Or, la dépendance des différentes phases du cycle de la plante vis-à-vis des facteurs externes, qui conduit à une modélisation raisonnée et « ouverte » (MALET, 1978) du rendement, nécessite de prendre en compte l'intensité de cette intégration.

(*) Stagiaire I.T.C.F.

La littérature fournit malheureusement assez peu de modèles tendant à intégrer les notions de croissance et de développement; on peut citer les expressions théoriques obtenues par DURAND (1967), les modèles de déclenchement de la phase reproductrice dus à PALTRIDGE et DENHOLM (1974), à YOKOI (1976), la recherche par HAUN (1973) d'une échelle continue commune aux deux phénomènes dans le cas des Céréales à paille. Mais ces tentatives délaissent la réalité de la plante pour une approche analogique ou simplificatrice (MALET et DELECOLLE, 1977).

Au contraire, VINCENT (1977) propose une logique unitaire de la croissance et du développement du Blé, reposant sur les variations de concentration d'un médiateur photo- et thermosensible, identifié au phytochrome.

Le présent article se propose d'examiner le degré d'intégration entre les phénomènes de développement et de croissance dont cette plante est le siège entre le semis et la floraison. Le développement est quantifié par le rythme d'apparition des feuilles et la réalisation des stades successifs d'organogénèse de l'apex; la croissance, par l'élongation des entrenœuds de la tige.

De plus, cette étude se situe dans une optique agrométéorologique : les données concernant la plante ont été recueillies en conditions naturelles, et confrontées à des paramètres climatiques mesurés en conditions standard de réseau, ce qui leur confère une signification mésoclimatique.

2. — Matériel et méthodes

2.1. — *Lieu et dates d'expérimentation*

Les mesures ont été effectuées à la Station expérimentale de l'ITCF de Gréoux-les-Bains (04), dont le climat, de type méditerranéen, est caractérisé par un déficit hydrique dès la fin du printemps, ainsi que par des pluies automnales.

Ces mesures ont été effectuées deux années successives sur des blés semés respectivement en 1976 et 1977, et les conditions climatiques de ces deux campagnes ont été décrites dans un autre article (GURNADE et MALET, 1979). Dans ce qui suit, on parlera respectivement de « situation 1976/77 » et de « situation 1977/78 ».

2.2. — *Matériel végétal et types de mesures*

2.2.1. *Variété et conduite de la culture*

La variété choisie est le blé d'hiver « Talent », cultivar à hautes potentialités, mais adapté à des régions plus septentrionales. Les prélèvements ont eu lieu dans des parcelles de 20 m × 3 m; la fumure azotée a été apportée sous forme d'ammonitre.

Le tableau 1 compare les caractéristiques agronomiques des deux essais.

On remarquera que les dates des apports d'azote sont sensiblement différentes suivant les situations : elles correspondent au début tallage et début montaison en 1976/77, au milieu tallage et milieu montaison en 1977/78.

TABLEAU I

Caractéristiques agronomiques des deux essais — Variété « Talent »

Situation	Date de semis	Densité recherchée (plantes/m²)	Levée		Somme des températures semis-levée (° C)	Fumure azotée	
			date	nombre de plantes/m²		dates	quantités/ha
1976/77	19.11.76	250	30.12.76	190	197	17.02.77 30.03.77	35 kg 76 kg
1977/78	4.11.77	280	15.11.77	248	110.1	24.03.78 19.04.78	50 kg 50 kg

2.2.2. *Mode de prélèvement*

On a prélevé à chaque date de mesure dix pieds individualisés, choisis au hasard sur deux lignes contiguës, parmi des pieds dont le maître-brin avait été étiqueté avant le tallage. Les prélèvements ont été espacés de 2 à 4 jours pendant toute l'évolution de la plante.

2.2.3. *Mesures effectuées*

Grâce au marquage, l'origine morphologique des brins de chaque pied a été repérée (maîtres-brins, talles primaires de première, deuxième feuille(1), etc...). On a noté :

a) le stade foliaire, suivant une méthode dérivée de celle de HAUN (1973) : le nombre de feuilles est compté de façon décimale, la partie entière étant le nombre de feuilles totalement dégagées, la partie décimale mesurant le rapport entre la longueur de la feuille en croissance et celle de la feuille précédente.

b) le stade de développement de l'apex du brin, suivant une échelle dérivée de celle de JONARD, KOLLER et VINCENT (1952) :

- Stade A_t : apparition de stries non chlorophylliennes sous l'apex encore végétatif
  puis, sur l'épillet le plus précoce (un des épillets du tiers médian de l'ébauche épi) :
- Stade B_1 : apparition des ébauches de glumes;
- Stade B_2 : apparition des ébauches de glumelles;
- Stades C_1, C_2, C_3, C_4 : apparition des ébauches du 1er, 2e, 3e, 4e étage de fleurs dans les épillets;
- Stade D : méiose pollinique, repérée de façon approximative par le dégagement de 2 cm de la dernière feuille au-dessus de la ligule de la feuille précédente;
- Stade E : épiaison, dégagement complet de l'épi au-dessus de la ligule de dernière feuille;
- Stade F : floraison, extériorisation des étamines.

c) la longueur des entrenœuds successifs de la tige, dès que ceux-ci étaient macroscopiquement mesurables (de l'ordre de 1 mm de longueur maximum).

2.3. — *Démarche suivie dans l'analyse des résultats*

Afin d'appréhender les relations éventuelles entre développement et croissance avant la floraison, représentés par le nombre de feuilles, le développement de l'apex et la croissance intercalaire, chacun de ces paramètres sera analysé en fonction d'une référence extérieure, la somme des températures positives depuis le semis.

La comparaison des relations, qualitatives et quantitatives, ainsi trouvées, nous fournira une réponse quant à l'unicité de l'horloge qui commande ces phé-

(1) tige issue du bourgeon axillaire de la première, deuxième feuille du maître-brin.

nomènes. Cette réponse sera complétée par une confrontation entre croissance et développement quand cela est possible, c'est-à-dire quand les phénomènes qui les caractérisent sont concomitants.

3. — Résultats

3.1. — *L'évolution du nombre de feuilles*

La figure 1 représente la dynamique d'apparition des feuilles sur le maître-brin et la talle primaire de 1ere feuille pour les deux situations étudiées. Chaque point y représente le nombre décimal moyen de feuilles observé à une date déterminée, comptée en jours depuis le semis.

Si l'on compare les points correspondant aux maîtres-brins des deux situations on voit que les évolutions sont parallèles à partir du 100e jour environ après les semis. On constate cependant que la situation 1976/77 est plus précoce et qu'elle atteint 9 feuilles, alors qu'en 1977/78, on observe 10 feuilles.

D'autre part, en 1977/78, la vitesse d'apparition des feuilles augmente nette-

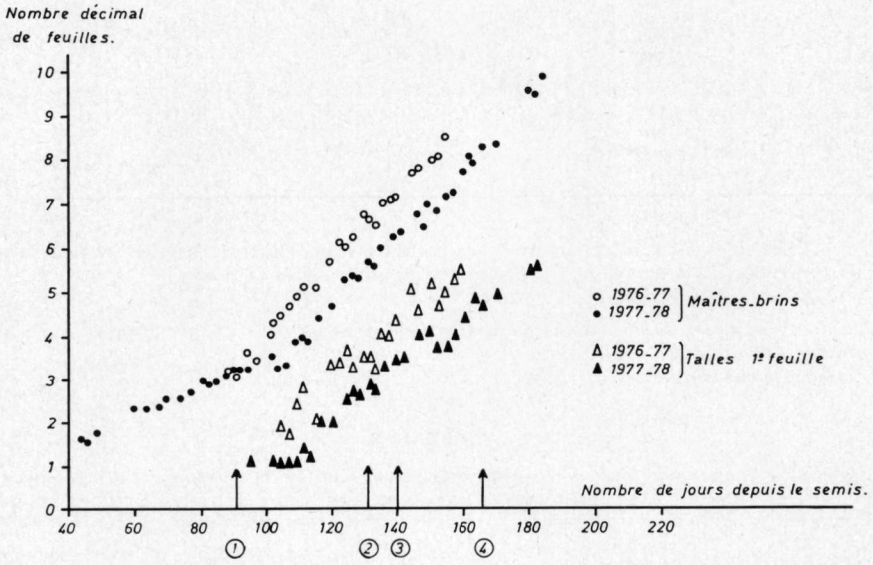


FIG. 1. — *Évolution du nombre moyen de feuilles du maître-brin et de la talle de première feuille dans l'échelle du nombre de jours depuis le semis.* Les flèches symbolisent les dates des apports d'azote :

1 : 1er apport 1976/77
2 : 2e apport 1976/77
3 : 1er apport 1977/78
4 : 2e apport 1977/78

— *Evolution of mean leaf number of the main shoot and the first leaf tiller vs number of days from sowing time.* (Arrows pinpoint the dates of N. supplies : 1 and 2 : 1976-77 supplies 3 and 4 : 1977-78 supplies).

ment vers le 100e jour. Faute de mesures avant la 3e feuille, ce phénomène n'est malheureusement pas détectable en 1976/77.

Le nombre de feuilles de la talle primaire n° 1 présente le même décalage de précocité entre les situations, mais la grande variabilité observée rend difficile l'appréciation du parallélisme entre les situations.

La même figure met en évidence que les apports d'azote n'ont pas eu d'influence propre à modifier le rythme d'apparition des feuilles.

Si l'on substitue à l'échelle temporelle celle des sommes de températures moyennes calculées, journalières et positives, depuis le semis, on obtient la figure

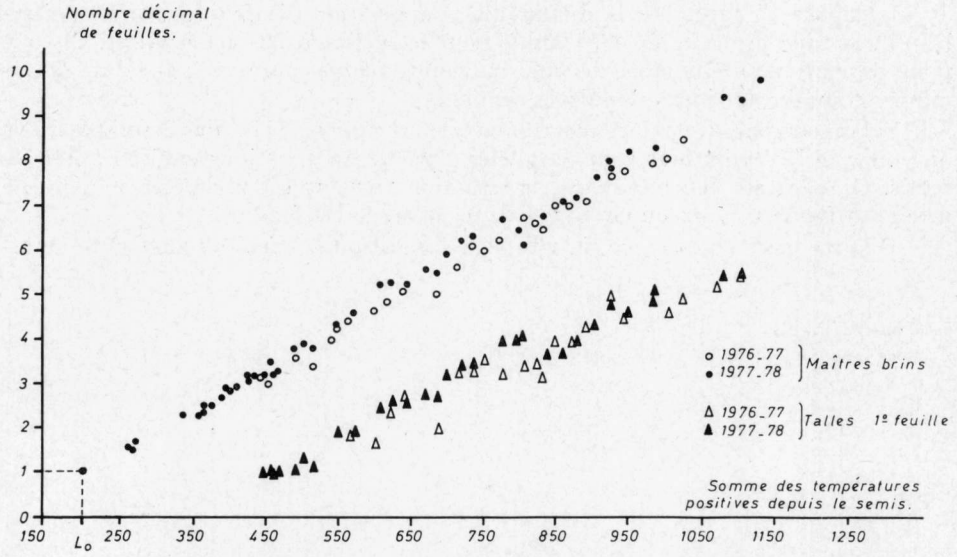


FIG. 2. — *Évolution du nombre moyen de feuilles du maître-brin et de la première talle primaire dans l'échelle de la somme des températures positives après le semis.*

(Lo = date de levée théorique).

Evolution of mean leaf number of the main shoot and first-leaf tiller vs sum of positive air temperatures from sowing time.

(Lo : theoretical emergence).

TABLEAU 2

Résultats relatifs aux ajustements entre nombre de feuilles et sommes des températures

Situation	Type de brin	Cœfficient de régression	Ordonnée à l'origine	Cœfficient de corrélation
1976/77	M.B.	0.0091	— 0.907	0.994
1977/78	M.B.	0.0096	— 1,013	0.997
1976/77	T.1	0.0070	— 2.086	0.956
1977/78	T.1	0.0073	— 2.178	0.982

M.B. = maître-brin.
T1 = talle primaire de 1re feuille.

2. Dans tous les cas, mais surtout pour les maîtres-brins, l'évolution du nombre de feuilles dans ce repère apparaît proche de la linéarité idéale; ceci est confirmé par les cœfficients de régression et de corrélation simples obtenus, qui sont donnés par le tableau 2.

Les pentes des deux droites correspondant aux maîtres-brins ne sont pas significativement différentes (probabilité de la différence : 0.60). Il en est de même pour celles des talles primaires, mais avec des pentes différentes. Dans le cas des maîtres-brins, l'ordonnée 1 feuille correspond respectivement dans les deux situations à 209.6 °C et 209.7 °C : on pourrait appeler ce point : « point de levée théorique ».

3.2. — *L'évolution phénologique de l'apex*

3.2.1. *Dynamiques individuelles des stades*

La figure 3 *a*) et *b*) représente l'évolution dans le temps des fréquences de réalisation des stades de l'apex, de A_t à C_4 pour les deux situations et les deux types de brins. Il ressort de cette figure trois constatations :

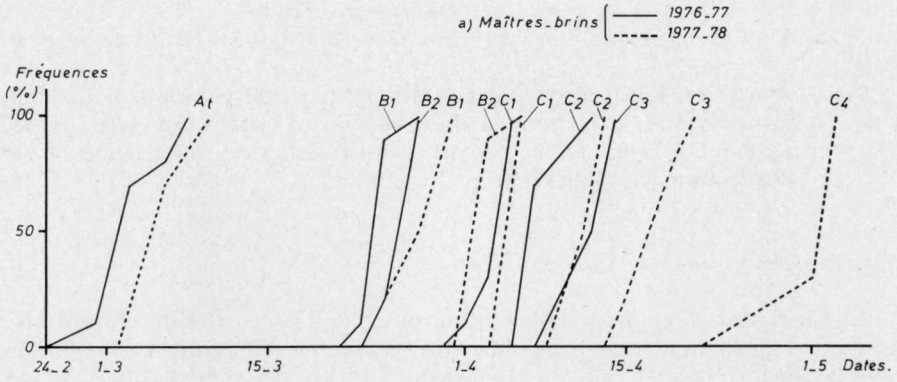


FIG. 3*a*

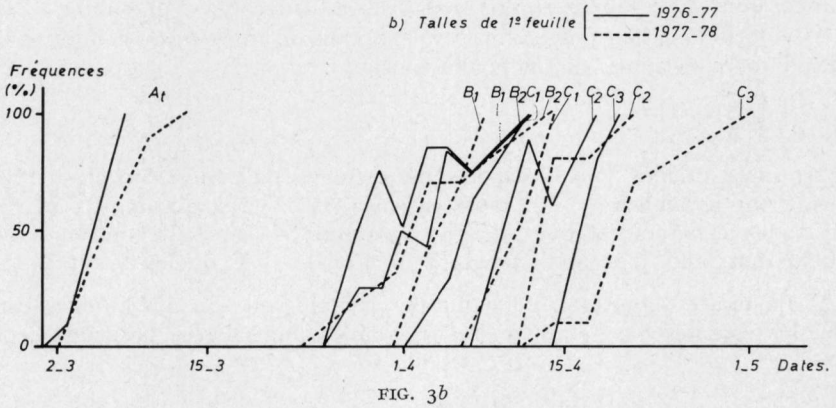


FIG. 3*b*

FIG. 3. — *Apparition des stades phénologiques de l'apex dans l'échelle du nombre de jours depuis le semis*
Evolution of apex phenological stages vs number of days from sowing time

a) au sein d'une même situation, les maîtres-brins sont plus précoces que les talles primaires. D'autre part, la réalisation par les talles de l'intégralité d'un stade (100 p. 100) est plus dispersée dans le temps.

b) entre les maîtres-brins des deux situations, et malgré les décalages des dates de semis et de levée (tabl. 1), la pleine réalisation de la plupart des stades se situe plus tôt en 1976/77 qu'en 1977/78.

On ne peut exclure à ce niveau un effet des apports azotés, plus précoces en 1976/77 (tabl. 1).

c) les stades ultimes de différenciation de l'apex ne sont pas obligatoirement réalisés : ainsi, en 1976/77, ni les maîtres-brins, ni les talles primaires n° 1 ne présentent de stade C_4. Il en va de même des talles primaires n° 1 de 1977/78.

3.2.2. *Choix d'une date représentative d'un stade de développement*

Au vu des résultats précédents, il est délicat de caractériser un stade de développement de l'apex par une date déterminée. puisque les vitesses de développement sont différentes d'un stade à l'autre. Choisir la date pour laquelle on observe que toute la population (100 p. 100) a atteint le stade étudié permet de donner une norme, tout en sachant que l'on surestime *ipso facto* la date vraie de réalisation totale.

Nous avons choisi d'utiliser la date (estimée par interpolation) pour laquelle 50 p. 100 des individus ont atteint le stade étudié; ce critère présente l'avantage d'être couramment utilisé, et l'inconvénient de se situer au moment où la variabilité du pourcentage de réalisation est maximale.

3.2.3. *Dynamique des stades* 50 p. 100

a) La figure 4 représente l'évolution des dates 50 p. 100 de réalisation des stades de l'apex du maître-brin ainsi que des dates d'épiaison et de floraison; l'échelle des abscisses est celle du nombre de jours écoulés entre le semis et la date d'observation des stades successifs, l'échelle des ordonnées est celle des stades de l'apex, dont on a supposé qu'ils sont distants entre eux d'une unité arbitraire.

L'évolution est plus précoce en 1976/77, mais on constate dans l'une et l'autre situation deux rythmes distincts d'évolution :

— de B_1 à C_3
— de C_3 à F

Les deux années sont distinctes uniquement par une translation; ceci est confirmé par le tableau 3, qui représente les cœfficients relatifs aux régressions entre stades et caractéristiques extérieures depuis le semis : l'évolution est pratiquement deux fois plus lente pendant la période C_3-F que pendant B_1-C_3.

b) La figure 5 représente l'évolution phénologique du maître-brin dans l'échelle des sommes des températures moyennes journalières positives depuis le semis.

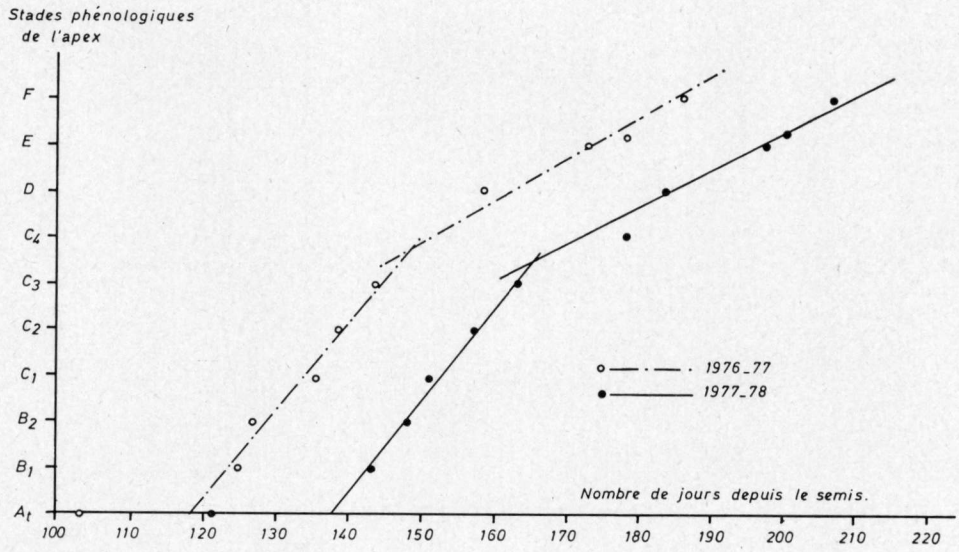


FIG. 4. — *Évolution des stades phénologiques du maître-brin dans l'échelle du nombre de jours depuis le semis* (les droits ajustent les évolutions de B_1 à C_3 d'une part de C_3 à F d'autre part).

Evolution of phenological stages of the main shoot vs number of days from sowing time. (Regression lines are computed from B_1-C_3 on one hand, C_1-F on the other).

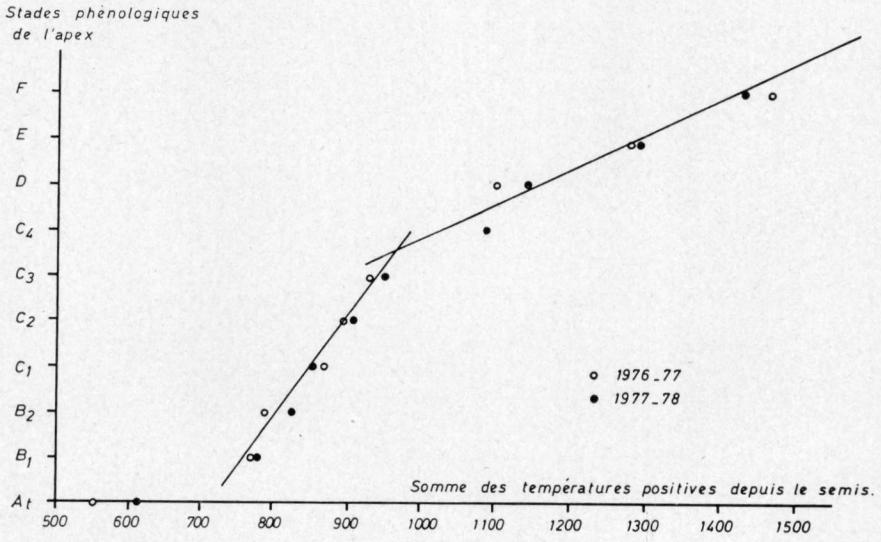


FIG. 5. — *Évolution des stades phénologiques de l'apex du maître-brin dans l'échelle de la somme des températures positives depuis le semis.* (Les droites de régression sont calculées pour les phases B_1-C_3 et C_3-F des deux années réunies).

Evolution of phenological stages of the main shoot vs sum of positive air temperatures from sowing time. (The regression lines are computed for B_1-C_3 and C_3-F from the mingled points of the two years.)

TABLEAU 3

Résultats des régressions entre stades phénologiques des maîtres-brins et diverses données depuis le semis pour les deux situations

	Période de validité	76/77			77/78		
		Pente	Ordonnée à l'origine	Cœfficient de corrélation	Pente	Ordonnée à l'origine	Cœfficient de corrélation
Somme des températures positives	B_1-C_3	0.022	— 14.73	0.98	0.023	— 16.98	0.99
Somme des températures positives	C_3-F	0.007	— 0.36	0.98	0.008	— 2.05	0.99
Nombre de jours.	B_1-C_3	0.190	— 21.79	0.98	0.201	— 26.71	0.99
Nombre de jours.	C_3-F	0.092	— 6.99	0.98	0.092	— 9.07	0.99

Il apparaît :

— que l'évolution des stades présente également deux rythmes distincts de B_1 à C_3 d'une part, de C_3 à F d'autre part;

— que, pendant ces deux périodes, les deux années ont des représentations pratiquement confondues (tabl. 3),bien que le stade D soit plus précoce en 1976/77, ce qui coïncide avec l'absence de stade C_4 pour cette situation;

— que l'évolution est environ trois fois plus lente pendant la période C_3-F que pendant B_1-C_3;

— que le stade A_t reste en-dehors de ces évolutions.
La « durée » A_t-B_1 est différente pour les deux situations.

— que la somme des températures positives entre A_t et D est sensiblement constante pour les deux situations (547.9 °C pour 1976/77 et 544.7 °C pour 1977/78).

Toutes ces constatations restent vraies si l'on fait varier de 0 °C jusqu'à 8 °C le seuil de cumul des températures.

3.3. — *La croissance des entrenœuds de la tige*

3.3.1. *Comparaison des deux situations*

La figure 6 *a*) et *b*) représente l'évolution des longueurs moyennes des entrenœuds successifs des maîtres-brins dans les deux situations. L'échelle des abscisses est celle des sommes des températures moyennes journalières positives depuis le semis; sous cette échelle, on a fait figurer les dates des mesures.

Il apparaît que la croissance des entrenœuds est plus précoce dans l'échelle calendaire (5 à 6 jours en moyenne) pour 1976/77, alors que, dans l'échelle thermique, les évolutions sont beaucoup plus comparables : il reste un décalage maximum de 25 °C dans le cas du cinquième entrenœud.

En revanche, le taux maximum de croissance du dernier entrenœud est plus élevé en 1977/78 qu'en 1976/77. Enfin, les longueurs finales sont très semblables pour les deux années, sauf pour le dernier entrenœud, plus long en moyenne de 50 mm en 1977/78.

Il est possible de voir là un effet de l'apport d'azote qui a eu lieu, en 1977/78, au tout début de la croissance du dernier entrenœud, alors qu'il a été plus précoce en 1976/77.

3.3.2. *Le problème des entrenœuds manquants*

Le nombre d'entrenœuds présents ou mesurables sur une tige de blé n'est pas constant : à la récolte, on peut ne compter que cinq, voire quatre entrenœuds au lieu de six. Compte tenu des longueurs des entrenœuds présents, les absents ne peuvent qu'être des entrenœuds de la base, plus précoces et plus courts. Nous avons considéré ici que les manquants étaient toujours le premier entrenœud, et éventuellement, le second.

Plus crucial est le problème de la numérotation des entrenœuds présents

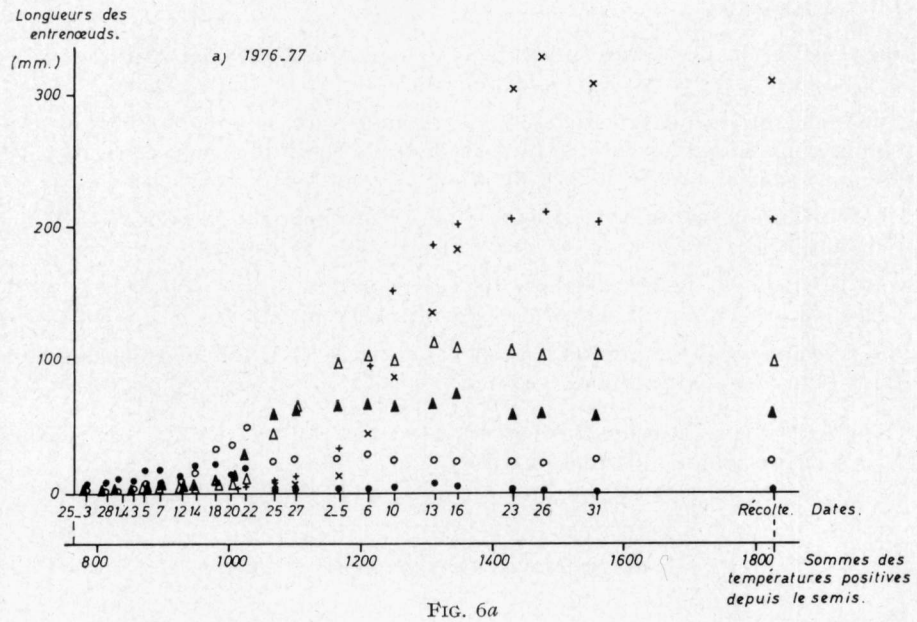


FIG. 6*a*

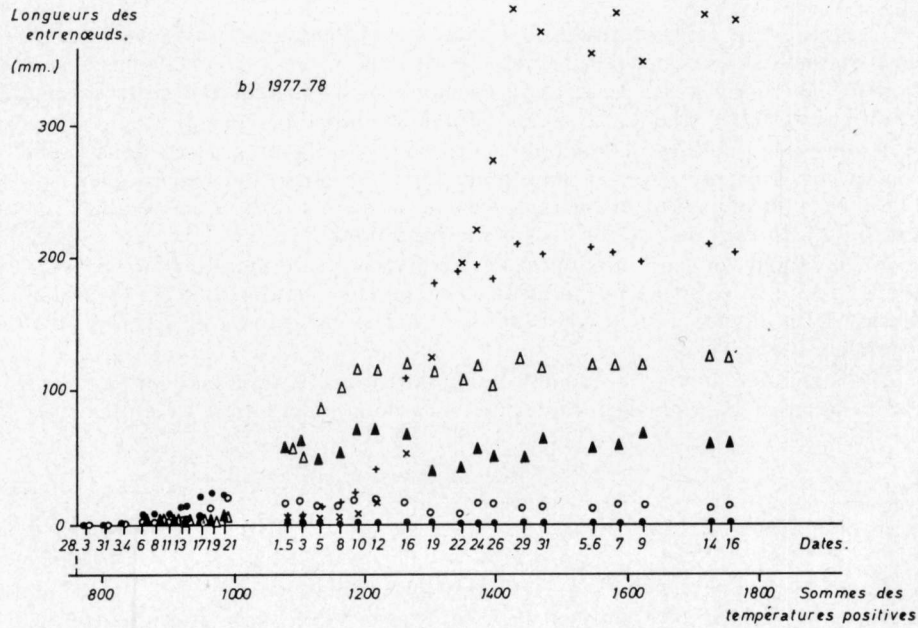


FIG. 6*b*

FIG. 6. — *Évolution des longueurs des entrenœuds du maître-brin dans les échelles du nombre de jours et de la somme des températures positives depuis le semis*

Evolution of internode lengths of the main shoot vs both time and sum of positive air temperatures from sowing time.

TABLEAU 4

Pourcentages de présence et nombres moyens d'entrenœuds de la tige pour les deux situations

Situation		1976/77		1977/78	
Type de brin		Maître-brin	Talle 1	Maître-brin	Talle 1
Présence (%) de	6 entrenœuds	29.0	8.7	3.3	1.2
	5 entrenœuds	71.0	87.5	87.2	79.3
	4 entrenœuds	0.0	3.8	9.5	19.5
Nombre moyen d'entrenœuds		5.3	5.0	4.9	4.8

quand tous ne sont pas apparus : en effet, le sixième et dernier entrenœud a un aspect caractéristique qui permet, dès qu'il atteint 1 mm, de le repérer et de numéroter les autres entrenœuds à rebours. Mais, avant son apparition, un décalage d'un ou deux rangs dans la numérotation est possible. Ainsi s'explique la discontinuité qui apparaît sur les courbes d'évolution des longueurs (fig. 6). : l'erreur de numérotation a été pratiquement systématique dans les deux situations tant que le dernier entrenœud n'est pas apparu. La courbe d'évolution de la longueur moyenne de l'entrenœud de rang i se raccorde donc logiquement à celle de l'entrenœud $i + 1$ dès l'apparition du dernier entrenœud. Le tableau 4 permet d'apprécier le biais dans les mesures précoces, en présentant les fréquences des nombres d'entrenœuds pour les deux situations, estimées sur l'ensemble des dates où le sixième entrenœud est apparu sur tous les brins observés.

3.4. — *L'évolution phénologique de l'apex dans l'échelle de la croissance intercalaire*

Afin d'examiner les relations entre de la date de réalisation des stades de développement de l'apex et lacroissance des entrenœuds successifs de la tige, on a calculé les fréquences d'occurrence d'un stade phénologique et d'un nombre donné d'entrenœuds exprimés. Précisons cependant que, pour les dates précédant l'apparition du dernier entrenœud, les fréquences observées des nombres d'entrenœuds ont été corrigées au moyen des données du tableau 4, en tenant donc compte du nombre d'entrenœuds 1 et 2 manquants.

Ces occurrences sont résumées dans la figure 7 *a*) et *b*) pour les maîtres-brins, *c*) et *d*) pour les talles de première feuille, et ce pour les deux situations. La comparaison entre les parties *a*) et *b*) fait apparaître une nette différence de comportement entre les maîtres-brins des deux situations : si, dans les deux cas, la fréquence d'occurrence la plus grande pour A_t est de 1 entrenœud apparu, B_1 et B_2 corres-

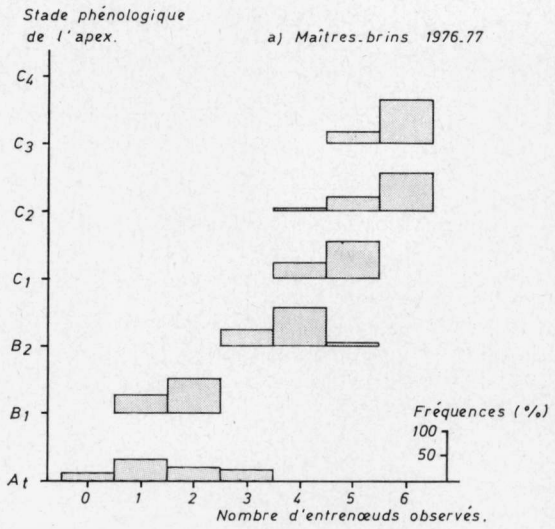


FIG. 7*a*

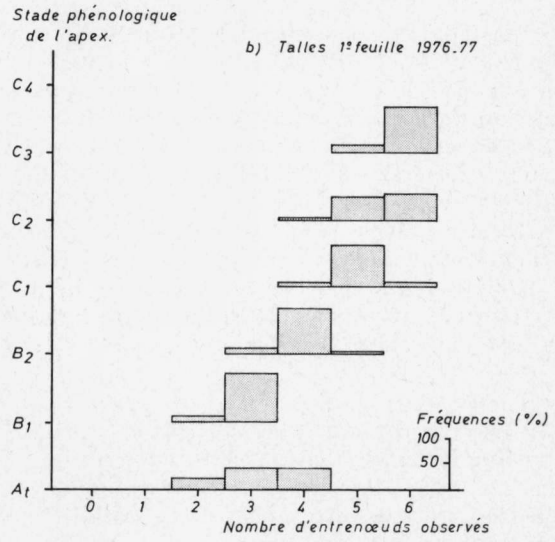


FIG. 7*b*

FIG. 7. — *Fréquences relatives d'occurrence des stades phénologiques de l'apex et du nombre d'entrenœuds en croissance*

Relative frequencies of occurrence of a phenological stage and a number of growing internodes

pondent à des nombres d'entrenœuds apparus différents d'une situation à l'autre, et l'apparition du dernier entrenœud correspond en 1976/77 au stade C_3, en 1977/78 au stade C_4.

La seule indexation régulière des stades de l'apex par l'expression des entre-

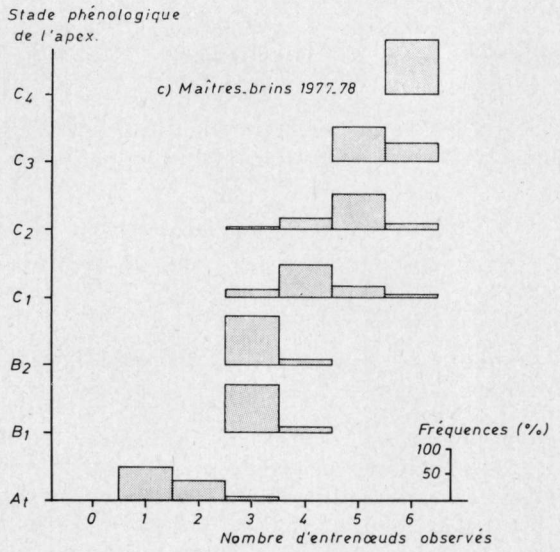


FIG. 7c

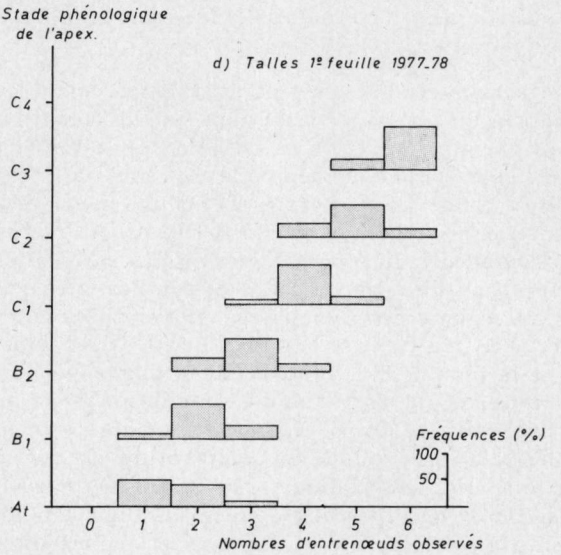


FIG. 7d

nœuds se rencontre pour la talle de première feuille en 1977/78. Remarquons cependant que, dans ce cas comme dans les précédents, il n'y a pas bijection entre stade et nombre d'entrenœuds observés puisque, pour un stade déterminé, on peut observer jusqu'à quatre nombres d'entrenœuds différents.

4. — Discussion

4.1. — Pour ce qui est de la loi thermique d'extériorisation des feuilles, les deux situations sont étroitement semblables, puisque les deux équations estimées sont de la forme :

$$n + 1 = 0.9.10^{-2}\,\Sigma\theta \quad (1) \text{ pour les maîtres-brins}$$
$$n + 2 = 0.7.10^{-2}\,\Sigma\theta \quad (2) \text{ pour les talles de première feuille}$$

avec n = nombre de feuilles exprimées

et $\Sigma\theta$ = somme des températures moyennes journalières positives depuis le semis.

L'équation (1) est proche des résultats de GALLAGHER (1979) qui donne pour le blé « Huntsman », une relation linéaire de pente $0.9.10^{-2}$ et dont l'ordonnée à l'origine peut être estimée à — 0.8. Elle diffère légèrement du résultat de VINCENT (1977) de 105 °C par feuille (soit une pente de $0{,}96.10^{-2}$), et plus notablement de celui de GRANGER (1979) qui présente, à partir du stade 3 feuilles une relation que nous avons estimée être :

$$n + 3 = k\,\Sigma\theta \quad (3) \quad \text{avec} \quad k \text{ de l'ordre de } 1.2 \,.\, 10^{-2}$$

pour les variétés « Champlein », et « Maris Huntsman », en climat atlantique.

Ces résultats soulèvent trois questions :

a) Les deux situations étudiées présentent statistiquement le même régime (1), qui définit le phyllochrone du maître-brin, alors que les conditions qui ont présidé à l'implantation de la culture ont été très différentes, notamment la durée entre le semis et la levée, et la somme des températures entre ces deux dates. Le point de « levée théorique » donné par l'équation (1) est une bonne estimation de la réalité en 1976/77 (environ 200 °C), mais une forte surestimation de 1977/78 (110 °C). Pour apprécier la complexité du problème, on rapprochera ces chiffres des 122 °C nécessaires à l'apparition de 50 p. 100 des coléoptiles cités par GESLIN (1944).

D'autre part, la logique des sommes de températures ferait plutôt postuler une relation du type $n = k\,\Sigma\theta$ ou $n = 0$ si $\Sigma\theta = 0$. Il est donc évident que des facteurs autres que la température influencent la plante pendant la période précédant l'acquisition du régime (1). D'abord l'imbibition de la semence, sous l'influence du potentiel hydrique du sol (LINDSTRÖM *et al.*, 1976); puis la vitesse de croissance du coléoptile, fonction de la température du sol (BLACKLOW, 1974 sur Maïs). Le fait que, dans la situation 1977/78, la date de levée théorique surestime la levée réelle, doit faire postuler l'existence d'une latence supplémentaire entre l'émergence de la première feuille et la mise en régime suivant (1). Le déterminisme de cette latence semble endogène, car toutes les conditions externes (thermiques, hydriques) sont réunies en 1977/78 pour rendre plus précoce l'acquisition du régime (1). (cf. l'analyse climatique de MALET et GURNADE, 1979).

La part due à la disparité des méthodes de comptage des feuilles étant vraisemblablement minime, la différence entre (1) et (3) s'expliquerait alors par une durée différente de la période d'imbibition et/ou de la croissance du coléoptile, sans que l'on puisse préciser si le facteur prépondérant est ici le climat ou le génotype.

b) La différence observée entre les différentes pentes citées est une illustration d'une propriété des sommes des températures mise en évidence par DURAND (1967) : celles-ci n'ont de valeur que pour la gamme de températures sur laquelle elles ont été calculées, et n'ont donc qu'une portée *régionale*. Il sera donc nécessaire d'examiner d'autres situations climatiques pour avoir une idée générale du phyllochrone du Blé d'hiver en France.

c) L'équation (2) est compatible avec (1), puisque les talles primaires observées naissent à l'aisselle de la première feuille : il est donc logique que les deux ordonnées à l'origine diffèrent d'une feuille. De plus, les efficacités thermiques sont différentes : 0.9 feuilles pour 100 °C pour le maître-brin, 0.7 feuilles pour 100 °C pour les talles de première feuille).

4.2. — En ce qui concerne les phénomènes de développement de l'apex, leur évolution peut être divisée en trois phases :

$$A_t \rightarrow B_1$$
$$B_1 \rightarrow C_3$$
$$C_3 \rightarrow F$$

Ni le déclenchement ni la durée de la première phase ne sont liés à la somme des températures depuis le semis.

La seconde phase est liée linéairement à cette somme de températures, mais l'intensité de cette liaison est due à l'importance sous-jacente du temps : les stades de la phase $B_1 \rightarrow C_3$ apparaissent à intervalles de temps réguliers. Cette constatation est importante en vue d'une modélisation, mais elle n'est pas explicative d'un point de vue biologique. L'échelle thermique permet cependant de rapprocher les deux évolutions (fig. 4 *a* et *b*) et, en ce sens, on peut dire que la température a une influence sur le déclenchement de cette phase.

La troisième phase regroupe des stades très hétérogènes quant à leur précision et leur mode de détermination, mais qui marquent cependant un ralentissement dans une dynamique d'apparition où le stade C_4 n'est pas une étape obligatoire.

Il n'y a donc pas de loi thermique générale de l'évolution phénologique de l'apex. Cependant, la durée thermique de A_t à D apparaît identique dans les deux situations. Ce résultat n'a pourtant pas de portée générale, car MALVOISIN (1980) démontre que la durée de la phase A_t-B_2 (« phase de transition ») est variable notamment suivant le degré de vernalisation et la sensibilité à la photopériode.

4.3. Pour ce qui est de la croissance des entrenœuds, les deux situations sont plus proches dans l'échelle des sommes de températures que dans l'échelle calendaire. On ne peut cependant pas postuler l'existence d'une loi unique d'influence de la température sur cette croissance : une première raison est que les longueurs atteintes ne sont pas les mêmes pour les deux situations (cas du dernier entrenœud) et qu'un facteur limitant autre apparaît; ce facteur peut être l'alimentation azotée, puisque ce dernier apport a été plus tardif en 1977/78; on comprend cependant mal pourquoi le dernier entrenœud aurait été le seul bénéficiaire de cet apport. D'autre part pour une même situation, les courbes ne semblent pas homothétiques dans cette échelle : la loi d'action de la température sur les vitesses maximum d'élongation varie donc avec l'entrenœud. Pour un entrenœud donné, il est difficile de vérifier si cette loi est constante d'une situation à l'autre, faute d'outil statistique adéquat.

4.4. Enfin, rien ne permet d'affirmer la cohérence entre la réalisation des stades de l'apex et la croissance intercalaire.

L'incohérence observée peut provenir d'un manque de finesse dans l'appréciation du début de croissance des entrenœuds, dont on ne saisit macroscopiquement qu'une partie (cf. les dynamiques de croissance obtenues au microscope par WILLIAMS et LANGER, 1975, et par MALVOISIN 1980).

D'autre part, l'absence fréquente des entrenœuds basaux conduit à des estimations de fréquences qui masquent peut-être les phénoménes fondamentaux. Cependant, l'absence du stade C_4 en 1976/77 sur les maîtres-brins, et dans les deux situations, sur les talles de première feuille, ainsi que l'évidence disparité morphogénétique entre les entrenœuds basaux et le dernier entrenœud montrent que les deux phénomènes n'ont pas de logique propre : on ne peut, de ce fait, s'attendre à une bijection entre croissance intercalaire et développement de l'apex.

5. — Conclusion

5.1. Quelle que soit l'origine morphologique du brin (maître-brin ou talle primaire), les diverses relations observées entre le comportement de la plante et la référence externe des sommes des températures moyennes journalières positives depuis le semis ne sont pas du même ordre : le phyllochrone fournit dans cette échelle une horloge très précise de la plante jusqu'à l'initiation florale; mais ce rythme est différent de celui que l'on observe dans la relation entre sommes des températures et apparition des stades phénologiques de l'apex. Enfin, nous n'avons pas pu établir de relation quantitative entre la croissance intercalaire et la température, mais il apparaît que cette relation, si elle existe, ne peut pas être constante pour tous les entrenœuds d'une situation donnée. D'autre part, on ne peut mettre en évidence une cohérence organique entre le début de la croissance des entrenœuds et les stades de développement de l'apex.

Il n'est donc pas possible de dégager des deux situations présentées une unité de comportement de la croissance et du développement sous la forme d'un plastochrone indexé à la température, qui emprunterait d'abord le rythme du phyllochrone, puis le perpétuerait dans le déclenchement des stades de développement de l'apex et de la croissance intercalaire tels qu'on les a observés.

Cela ne signifie pas que tous ces phénomènes n'ont pas fondamentalement un déterminisme unitaire, mais plutôt que les critères utilisés pour les décrire ne sont pas adéquats.

De la même façon, dans l'hypothèse où la loi qui régit ce déterminisme est uniquement climatique, cette loi ne dépend pas exclusivement des sommes des températures.

On ne peut d'ailleurs exclure absolument l'influence des traitements azotés dans ce déterminisme.

5.2. On peut cependant dégager au niveau de la modélisation climatique du comportement du Blé d'hiver, un certain nombre de points :

— le semis apparaît comme l'origine la plus efficace dans la prise en compte du climat;

— il est possible d'indexer précisément le phyllochrone et le déroulement de la phase B_1-C_3 à la somme des températures positives depuis le semis, mais par des relations différentes;

— on peut sans doute simplifier l'échelle phénologique d'observation en la réduisant par exemple aux stades A_t, B_1, C_3 et D;

— il faudra alors rechercher le déterminisme climatique du déclenchement du développement de l'apex (stade A_t), de la durée A_t-B_1, en relation avec le nombre final de feuilles, puis le rapport entre la suite du parcours floral et le nombre d'épillets fertiles de l'épi, qui mesure l'influence de cette période sur le rendement de l'épi.

Reçu pour publication en février 1980.

Summary

Relationships between development and morphology in winter wheat.
I. — Stages of apex development, appearance of leaves and stem growth

The relationships between development and growth are examined in winter wheat (*T. aestivum L.*, var. « Talent »), as a verification in field conditions of results by VINCENT (1977) and MALVOISIN (1980), establishing development and growth to be two successive aspects of one physiological reality.

During a two-year experiment (table 1) in Greoux (Alpes de Haute-Provence, France), leaf appearance, phenological stages of the developing apex, growth of the stem internodes, have been noted and measured, on the main shoot and first-leaf tillers of wheat plants. The aim was to determine whether these observations could be related together, as the successive steps of a same self-timing in the plant.

The rythms of appearance of leaves, apex stages, beginning of internode growth, were plotted against time and sum of positive daily mean air temperatures from sowing time. Leaf appearance was more closely related to sum of temperatures than to time (table 2, fig. 1 and 2), phenological stages were related to time or temperature summation, but with two successive rythms (table 3, fig. 4 and 5); neither time nor temperature gave a comprehensive description of internode growth (fig. 6 *a* and *b*). The rythms of appearance of leaves and phenological stages were obviously different, and there was no precise relation between apex phenology and growth of internodes (fig. 7 *a* and *b*), mainly because of the differences of internode number between the two years (table 4).

It is therefore concluded that, even if development and growth are actually in close relationship, field measurements as they have been performed, or the selected climatic scale, are not accurate enough to evidence this fact. Some results may however be underlined : the temperature summation from sowing-time, whatever its physiological meaning, proves accurate a scale to describe the evolution of leaf number, and the most meaningful apex stages remain : A_t (true floral initiation), B_1 (early shooting), C_3 (end of shooting) and D (meiosis).

Références bibliographiques

BLACKLOW W. M., 1974. Simulation model to predict germination and emergence of corn (*Zea mays* L.) in an environment of changing temperature. *Crop Sci.*, **13** (6), 604-608.

DURAND R., 1967. Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Ann. Physiol. vég.*, **9** (1), 5-27.

GALLAGHER J. N., 1979. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *J. exp. Bot.*, **30** (117), 625-636.

GESLIN H., 1944. *Étude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat (température et radiation solaire). Contribution à l'étude du climat du Blé.* Thèse d'Etat. Imprimerie Nationale Paris 116 p.

GRANGER Y., 1979. *Relation spatiales en culture de blé tendre d'hiver sous climat atlantique.* Thèse de Docteur Ingénieur ENSA Rennes, 146 p + annexes.

GURNADE J. C., MALET Ph., 1979. *Macrophysiologie de la maturation du blé d'hiver en conditions naturelles. 1. Problèmes d'échantillonnage liés à la taille et à l'origine des brins.* Note interne Station de Bioclimatologie INRA 84140 Montfavet.

HAUN J. R., 1973. Visual quantification of wheat development. *Agron. J.* **65**, 116-119.

JONARD P., KOLLER J., VINCENT A., 1952. Evolution de la tige et de l'épi chez la variété du blé V 27 au cours de la période de reproduction. *Ann. Amélior. Plantes.* **2**, 31-54.

LINDSTRÖM M. J., PAPENDICK R. I., KŒHLER F. E., 1976. A model to predict winter wheat emergence as affected by soil temperature, water potential, and depth of planting. *Agron. J.*, **68** (1), 137-141.

MALET Ph., 1978. *Perspectives et intérêt de développement pour la Communauté Européenne de modèles agrométéorologiques de prévision de récoltes susceptibles d'intégrer les diverses données acquises par télédétection.* Rapport CEE 284 p.

MALET Ph., DELECOLLE R., 1977. Utilité, insuffisances et possibilités des modèles de développement des plantes (plus particulièrement des céréales et des fourrages). TDR*, **5**, 205-215

MALVOISIN P., 1980. Thèse en préparation (Université d'Orsay).

PALTRIDGE G. W., DENHOLM J. V., 1974. Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth. *J. theor. Biol.*, **44**, 23-24.

VINCENT A., 1977. *Sur la logique du blé.* Note interne Laboratoire Croissance et Développement INRA BV 1540 21034 Dijon Cedex, 34 p + fig.

WILLIAMS R. F., LANGER R. H. M., 1975., Growth and development of the wheat tiller. II. The dynamics of tiller growth. *Aust. J. Bot.*, **23**, 745-759.

YOKOI Y., 1976. Growth and reproduction in higher plants. I. Theoretical analysis by mathematical models. *Bot. Mag.* Tokyo, **89** (1013), 1-14.

(*) TDR, Bulletin de liaison interne du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes de l'I.N.R.A., a une circulation restreinte; une copie de l'article cité peut être obtenue en s'adressant au Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, 11, rue Jean Nicot, 75007 Paris, ou à l'auteur.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4), 499-501.

Etudes génétiques sur l'autostérilité chez le Tournesol

P. LECLERCQ

avec la collaboration technique de J.P. PHILIPPON

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand, I.N.R.A.,
Domaine de Crouelle, 63100 Clermont-Ferrand

Résumé

L'autofertilité est mesurée par le rapport entre poids moyen de graines sur un capitule autofécondé d'une part, et d'autre part, poids moyen de graines sur un capitule en fécondation libre. Il y a des différences significatives entre variétés, mais il semble impossible de prévoir l'autofertilité des hybrides F_1 à partir de l'autofertilité des lignées parentales. L'autofertilité doit être logiquement un facteur important de la régularité du rendement.

Buts et méthodes

L'austérilité est un caractère important dans la sélection du Tournesol. C'est ainsi que l'hybride INRA « Fransol » a du être retiré du circuit de production pour autostérilité du parent femelle. Un autre hybride, non INRA, a dû être retiré du commerce pour autostérilité au niveau de l'hybride cette fois.

En effet, un génotype, appelé à couvrir d'une façon uniforme plusieurs dizaines, ou même plusieurs centaines d'hectares, aboutira à la catastrophe économique s'il ne supporte pas la fécondation par son propre pollen, c'est-à-dire s'il est autostérile : ceci est vrai quel que soit le mode de pollinisation, par le vent ou par les insectes. Il importe donc de mesurer l'autostérilité des différents hybrides proposés à l'agriculture en France et de chercher à prévoir leur niveau d'autostérilité à partir du niveau de leurs deux parents.

Dans ce but, nous utilisons la méthode suivante, pour chacun des génotypes étudiés :

— Avant la floraison, nous mettons en sacs en papier 5 capitules pris au hasard, dans un champ génétiquement hétérogène; après la floraison, 5 autres capitules pris au hasard dans le même champ, de façon a assurer la protection

contre les ciseaux. Le rapport : $\frac{\text{poids moyen d'un capitule autofécondé} \times 100}{\text{poids moyen d'un capitule laissé en fécondation libre}}$ est appelé autofertilité. Il doit être le plus souvent compris entre 0 et 100; il peut dépasser 100 si le poids de la récolte autofécondée est supérieur à celui de la récolte en fécondation libre, d'une façon aléatoire ou significative. On peut critiquer notre méthode : en particulier, on peut objecter que la différence entre autofécondé et fécondation libre comprend non seulement la protection contre le pollen étranger, mais aussi une différence de microclimat du capitule, due au sac en papier, pendant la période de floraison. Jusqu'à nouvelle information, nous ne voyons cependant pas de meilleure méthode de mesure de l'autostérilité.

Résultats sur les hybrides

Nous avons enregistré l'autostérilité sur un certain nombre d'hybrides. Bien qu'il y ait de fortes variations annuelles, il subsiste des différences significatives entre variétés (tabl. 1).

TABLEAU I

Autofertilité en fonction des génotypes et des années
Self-fertility according to genotype and year

	1978	1979	Moyenne
« Peredovik »	3.8	37.0	20.4
« Issanka »	32.2	33.2	32.7
« INRA 6501 »	44.4	37.3	40.85
« Airelle »	71.6	73.3	72.45
« Relax »	26.7	23.6	25.15
« Remil »	28.6	22.7	25.65
« Marianne »	32.0	90.1	61.05
« Clairsol »	13.5	35.4	24.45
« Luciole »	8.3	22.7	15.5
« Soldor »	11.5	29.3	20.4
« Mirasol »	71.1	70.5	70.8
« Primasol »	54.9	58.4	56.65
MOYENNE	33.22	44.46	38.84

L'interptération en blocs (les 2 années constituant les 2 blocs) fait ressortir un effet hautement significatif des variétés ($F = 4.71$ avec 11 et 11 degrés de liberté) et un effet non significatif des années.

Relations entre hybrides et parents

Sur 22 hybrides (inscrits et expérimentaux), nous avons voulu étudier la relation entre hybrides et lignées parentales, et dans ce but, nous avons calculé la régression entre hybrides d'une part, et d'autre part :

1) la moyenne des deux parents,
2) la valeur du meilleur parent,
3) la valeur du parent le plus mauvais,
4) la valeur du parent mâle,
5) la valeur du parent femelle.

Dans aucun cas nous n'avons trouvé de liaison significative entre hybrides et parents (22 couples). Il semble donc difficile de prévoir l'autofertilité d'un hybride à partir de l'autofertilité des deux parents. De ce point de vue, l'autofertilité se comporte comme le rendement. Notons en passant qu'une des lignées parentales, mesurée en 2 emplacements différents en 1979, a montré 2 fois une autofertilité supérieure à 100 (110,9 et 131,1). Nous sommes incapables d'expliquer ce phénomène, qui prouve en tout cas que la présence d'un sac en papier pendant la floraison n'est pas toujours nuisible au rendement. Nous avions pensé à des dégâts d'insectes (*Lygus campestris*) plus importants sur les fécondations libres, mais les piqûres de cet insecte sur les autofécondés ne paraissent pas inférieures à ce qu'elles sont sur les fécondations libres.

Summary

Genetical study of self sterility in sunflower

Self fertility of sunflower varieties is particulary important when they are genetically homogeneous. Even if pollinating insects are abundant, a self sterile single cross hybrid may give economically catastrophic results.

For this reason the self fertility of a series of varieties commercialized in France was measured. Self fertility measured by the ratio

$$\frac{\text{seed yield after selfing} \times 100}{\text{seed yield after open pollination}}$$

varies from 15 to 70 p. 100 according to the variety.

An inbred line with a self fertility of over 100 p. 100 was found, suggesting that selfing (capitula enclosed in paper bags) does not necessarily reduce seed yield.

Références bibliographiques

SEGALA A., SEGALA Martine, PIQUEMAL G., 1980. Recherches en vue d'améliorer le degré d'autogamie des cultivars de Tournesol (*Helianthus annuus* L.). I. — L'autogamie et l'autocompatibilité pollinique. *Ann. Amélior. Plantes*, **30**, (2), 151-159.

SEGALA A., SEGALA Martine, PIQUEMAL G., 1980. Recherches en vue d'améliorer le degré d'autogamie des cultivars de Tournesol (*Helianthus annuus* L.). II. — Étude de quelques caractères facilitant l'accès du pollen aux papilles du stigmate. *Ann. Amélior. Plantes*, **30**, (2), 161-174.

Vient de paraître

APPLICATION DE LA CULTURE *IN VITRO* A L'AMÉLIORATION DES PLANTES POTAGÈRES, Réunion EUCARPIA Section légumes, Versailles 16-17 Avril 1980. I.N.R.A. - (1) *Service des Publications*, *VERSAILLES*, 210 p., 1980, 100,00 F.

Cet ouvrage rassemble les 30 communications présentées lors de la réunion sur une vingtaine d'espèces potagères et comprend deux parties.

La première (12 communications) traite de la multiplication végétative *in vitro* et de son utilisation en amélioration des plantes.

La seconde partie concerne la recherche *in vitro* de variabilité. Les principaux aspects abordés sont : la sélection *in vitro* (6 comm.), les hybrides interspécifiques (2 comm.), les cultures d'anthères (3 comm.). Les 7 autres exposés abordent le sujet sous les aspects suivants : culture de protoplastes, mutagenèse *in vitro*, obtention de variants épigéniques, production de métabolites secondaires...

Les textes sont présentés dans la langue de l'exposé : 12 en anglais, 18 en français (avec pour la plupart un résumé en anglais). Plusieurs sont illustrés de planches photographiques.

---

(1) *Service des Publications* - CNRA - Route de Saint-Cyr - 78000 VERSAILLES

Ann. Amélior. plantes, 1980, **30**.

Table des matières de l'année 1980

A. ABDELKEFI. — Technique d'étude en semi *in situ* des relations style-pollen chez la Luzerne (*Medicago sativa* L.) 271

A. ABDELKEFI. — Analyse des paramètres de la fertilité en croisement *in vivo* et semi *in situ* chez la Luzerne (*Medicago sativa*) 285

A. J. ANTCLIFF. — Inheritance of sex in *Vitis* (Le contrôle génétique du sexe dans le genre *Vitis*) 113

S. ARCIONI, D. MARIOTTI, M. FALCINELLI, S. CECCARELLI — Relationship between ecological adaptation and carbohydrate reserve evolution for two different varieties of *Lolium perenne* L. (Relation entre l'adaptation écologique et l'évolution des réserves en hydrates de carbone de deux variétés de *Lolium perenne* L.) 309

Martine BARBIER, H. L. DULIEU. — Effets génétiques observés sur des plantes de Tabac régénérées à partir de cotylédons par culture *in vitro* 321

J. BELLIARD, E. NGUYEN VAN, J. PERNÈS. — Analyses des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelle. I. Étude des parents et des hybrides de première génération (F_1) entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst (forme spontanée) et différentes formes cultivées de *Pennisetum americanum* (L.) Leeke 229

A. BERBIGIER, J. B. DENIS, Catherine DERVIN. — Interaction variété-lieu : analyse du rendement d'orges de printemps 79

Y. BERTHEAU, V. GIANINAZZI-PEARSON, S. GIANINAZZI. — Développement et expression de l'association endomycorhizienne chez le Blé : mise en évidence d'un effet variétal 67

F. BLONDON, G. CLABAULT, M. RAINGUEZ. — Action d'une température fraîche (10 °C) appliquée au stade jeune sur la croissance et l'activité photosynthétique de deux variétés précoces de Maïs 399

G. BRANLARD, M. ROUSSET. — Les caractéristiques électrophorétiques des gliadines et la valeur en panification du Blé tendre 133

A. CORNU, D. MAIZONNIER, H. WIERING, P. DE VLAMING. — Petunia genetics. III. — The linkage group of chromosome V. (Génétique du Pétunia. III. — Le groupe de linkage du chromosome V.) 443

Yvette DATTÉE, G. ANNOU, G. LEFORT, P. GUY, G. GENIER. — Stérilité mâle cytoplasmique chez la Luzerne : étude de la variabilité inter- et intradescendances de croisements entre mâles stériles et mainteneurs de diverses origines 1

R. DELECOLLE, J. C. GURNADE. — Liaisons entre le développement et la morphologie du Blé tendre d'hiver. I. — Stades de développement de l'apex, apparition des feuilles et croissance de la tige 479

G. FOUILLOUX. — Effectif et nombre de cycles de sélection à utiliser lors de l'emploi de la filiation unipare (single seed descent method) ou de l'haplométhode pour la création de variétés lignées « pures » à partir d'une F_1 17

A. GALLAIS. — Sélection combinée et plans de croisements en amélioration des plantes. I. — Éléments théoriques pour quelques plans équilibrés 411

J. J. GUILLAUMIN, M. BERNARD, M. ROUSSET, J. M. AÏACHE, J. P. FOUCHER. — Obtention d'ergot par inoculation d'un Blé mâle-stérile et d'un Triticale avec cinq souches de *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul 55

M. HÜHN. — Equilibria of populations with selection and mixed selfing and random mating-with some implications for plant breeding (Équilibres génétiques dans les populations allogames avec sélection et autofécondation partielle, avec quelques conséquences pour l'amélioration des plantes) 45

P. LECLERCQ. — Études génétiques sur l'autostérilité chez le Tournesol 499

G. LEFORT. — Introduction à l'expérimentation : la randomisation et ses conséquences 347

M. LE NARD. — Influence de différents traitements thermiques sur l'intensité de l'induction de la bulbification et sa suppression chez le bulbe de Tulipe 455

M. LE NARD. — Influence d'un traitement à température élevée appliqué après une conservation des bulbes à température basse sur l'élongation de la hampe florale de la Tulipe 469

Y. LESPINASSE, Marie GODICHEAU. — Création et description d'une plante haploïde de Pommier (*Malus pumila* Mill.) 39

J. PERNÈS, E. NGUYEN VAN, M. BENINGA, J. BELLIARD. — Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelle (*Pennisetum americanum* (L.), Leeke, P. *mollissimum* Hochst). II. — Étude de 3 familles F_2 issues d'hybrides entre une plante d'un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst et 3 lignées de Mil cultivé, *Pennisetum americanum* (L.), Leeke 253

G. PIQUEMAL, J. C. MOURET. — Contribution à l'amélioration génétique de la fructification du Tournesol (*Helianthus annuus* L.). Variation du taux de fructification des fleurs selon leur emplacement et leur orientation 175

E. POCHARD, Anne-Marie DAUBEZE. — Recherche et évaluation des composantes d'une résistance polygénique : la résistance du Piment à *Phytophthora capsici* 377

M. RENARD, Françoise DOSBA. — Étude de l'haploïdie chez le Colza (*Brassica napus* L. var. *oleifera* METZGER) 191

A. SEGALA, Martine SEGALA, G. PIQUEMAL. — Recherches en vue d'améliorer le degré d'autogamie des cultivars de Tournesol (*Helianthus annuus* L.). — I. — L'autogamie et l'Autocompatibilité pollinique 151

A. SEGALA, Martine SEGALA, G. PIQUEMAL. — Recherches en vue d'améliorer le degré d'autogamie des cultivars de Tournesol (*Helianthus annuus* L.). — II. — Étude de quelques caractères facilitant l'accès du pollen aux papilles du stigmate 161

Lydie SUTY, A. VINCENT. — Influence de la présence des gènes *Rht1* et *Rht2* (Gènes de réduction de hauteur) sur la composition lipidique de plantules étiolées de Blé . . . 95

H. THIELLEMENT. — Cytoplasmic male-sterility in *Vicia faba* L. V. — Intermediate phenotypes (La stérilité mâle cytoplasmique chez *Vicia faba* L. V. — Phénotypes intermédiaires) 123

Réunion du Groupe de Travail « Cytologie et Cytogénétique » I.N.R.A. 211

Vient de paraître 503

Ann. Amélior. plantes, 1980, **30.**

Contents for year 1980

A. ABDELKEFI. — A method for the study of the relationships between style and pollen grain in semi *in situ* in Alfalfa (*Medicago sativa* L.) 271

A. ABDELKEFI. — Analysis of the fertility parameters in *in vivo* and semi *in situ* crossing in Alfalfa (*Medicago sativa* L.) 285

A. J. ANTCLIFF. — Inheritance of sex in *Vitis* 113

S. ARCIONI, D. MARIOTTI, M. FALCINELLI, S. CECCARELLI. — Relationship between ecological adaptation and carbohydrate reserve evolution for two different varieties of *Lolium perenne* L.. 309

Martine BARBIER, H. L. DULIEU. — Genetic changes observed on Tobacco plants regenerated from cotyledons by *in vitro* culture 321

J. BELLIARD, E. NGUYEN VAN, J. PERNÈS. — Genetic analysis of the relationships between spontaneous and cultivated forms of Pearl millet. I. Study of the parents and F_1 generation obtained by crossing one ecotype of *Pennisetum mollissimum* Hochst (spontaneous form) and several cultivars of *Pennisetum americanum* (L.) Leeke 229

A. BERBIGIER, J. B. DENIS and Catherine DERVIN. — Variety-site interaction : spring barley yield analysis. 79

Y. BERTHEAU, V. GIANINAZZI-PEARSON, S. GIANINAZZI. — Development and expression of VA endomycorrhizas in wheat : evidence of a varietal effect. 67

F. BLONDON, G. CLABAULT, M. RAINGUEZ. — The effect of cold temperature (10°) on the growth rate and photosynthetic activity of the young plant stage of two early varieties of Maize 399

G. BRANLARD, M. ROUSSET. — Electrophoretical characteristics of gliadins and baking value or bread wheat 133

A. CORNU, D. MAZONNIER, H. WIERING, P. DE VLAMING. — Petunia genetics. III. — The linkage group of chromosome V. 443

Yvette DATTÉE, G. ANNOU, G. LEFORT, P. GUY, G. GENIER. — Cytoplasmic male sterility in Lucerne : study of inter- and intra-progeny variability in crosses between male steriles and maintainers from different origins 1

R. DELECOLLE, J. C. GURNADE. — Relationships between development and morphology in winter wheat. I. — Stages of apex development, appearance of leaves and stem growth 479

G. FOUILLOUX. — Size of the population and number of breeding cycles to be used for the creation of " pure " line varieties from F_1, through Single Seed Descent and Haploid methods 17

A. GALLAIS. — Combined selection and mating designs in plant breeding. I. — Theoretical elements for some valanced plans. 411

J. J. GUILLAUMIN, M. BERNARD, M. ROUSSET, J. M. AÏACHE, J. P. FOUCHER. — Ergot production by inoculation of male-sterile wheat and triticale with five strains of *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul 55

M. HÜHN. — Equilibria of populations with selection and mixed selfing and random mating - with some implications for plant breeding. 45

P. LECLERCQ. — Genetical study of self sterility in Sunflower. 499

G. LEFORT. — Introduction to experimentation : randomization and its consequences. . 347

M. Le Nard. — Effects of different temperature treatments on bulbing induction and its suppression in Tulip bulbs 455

M. Le Nard. — Effects of a high - temperature treatment applied after a low - temperature storage of bulbs on the elongation of tulip flower shoot 469

Y. Lespinasse, Marie Godicheau. — Obtention and description of one haploid Apple tree (*Malus pumila* Mill) 39

J. Pernès, E. Nguyen van, M. Beninga, J. Belliard. — Genetic analysis of the relationships between spontaneous and cultivated forms of Pearl millet. II. Study of 3 F_2 families from different F_1 hybrids P. *mollissimum* × P. *americanum* 253

G. Piquemal, J. C. Mouret. — Studies of genetical means of improving the fructification of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Variation of the fructification rate according to the site of the floret and the orientation of the head 175

E. Pochard, Anne-Marie Daubeze. — Attempts in evaluating the components of a polygenic resistance of the Pepper to *Phytophthora capsici* 377

M. Renard, Françoise Dosba. — Haploidy in rape 191

A. Segala, Martine Segala, G. Piquemal. — Research for improving natural selfing in sunflower cultivars (*Helianthus annuus* L.). I. — Natural selfing and self compatibility 151

A. Segala, Martine Segala, G. Piquemal. — Research for improving natural selfing in sunflower cultivars (*Helianthus annuus* L.). II. — Some characters allowing the pollen to reach easily the stigma papillae 161

Lydie Suty, A. Vincent. — Effect of two genes *Rht1* and *Rht2* (reduction height genes) on lipid composition of etiolated wheat seedlings 95

H. Thiellement. — Cytoplasmic male-sterility in *Vicia faba* L. V. — Intermediate phenotypes 123

Meeting of the I.N.R.A. study group " Cytology and Cytogenetics " 211

Just published 503

Le Directeur de la publication: B. Hurpin

FD Imprimerie Alençonnaise, rue Édouard Belin, 61002 Alençon

Dépôt légal: 4e trimestre 1980. N° 91.803

CPPAP n° 1427 ADEP

Ann. Amélior. Plantes, 1980, **30** (4).

REMERCIEMENTS

Les articles parus dans le volume de 1980 des *Annales de l'Amélioration des Plantes* ont été examinés, au préalable, chacun par deux lecteurs.

Nous remercions ici ceux qui ont ainsi contribué de manière efficace à la publication de notre revue.

J.C. AUTRAN
M. BERNARD
E. BERNINGER
R. BONHOMME
B. BOULLARD
C. BRIAN
M. BULARD
A. CARBONNEAU
J.C. COURDUROUX
P. CROSSA RAYNAUD
M. DERIEUX
M. DESSUREAUX
J.P. DOAZAN
Cl. DORE
G. DOUSSINAULT
G. FOUILLOUX
A. GALLAIS
P. GUY
L. JESTIN
P. LECLERCQ
P.L. LEFORT
J. LE GUEN
J.M. LEMAIRE
P. MANSAT
R. MARIE
C.M. MESSIAEN
J. MEYNET
J. MOSSE
G. PELLETIER
J. PHILOUZE
G. PIQUEMAL
F. RAPILLY
M. RENARD
M. RIVES
M. SIBI
A. SILVY
F. VEAR
J. VIEIRA DA SILVA
A. VINCENT

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7 avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S.;* le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts, » le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme MANDON, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS 1980	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO France Prix T.T.C.	LE NUMÉRO Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 4 nos par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	275 F	303 F	84 F	84 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an.	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	275 F	303 F	84 F	84 F
APIDOLOGIE	100 F	175 F (sauf RFA)	30 F	50 F (sauf RFA)
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an				
ANNALES DE ZOOLOGIE, ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an				

* Les annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique deviennent : « Reproduction, Nutrition, Développement. »
** Les annales de Zoologie, Écologie animale cessent avec le nº 4, volume 11, 1979.
Les articles publiés dans cette série paraîtront désormais dans les *Œcologia, Applicata* de la revue : *Acta Œcologica*
Pour ces deux revues, s'adresser à : C.D.R. Gauthier-Villars. B.P. 119, 93104 MONTREUIL CEDEX. Tél. (1) 374-12-45

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Alimentation des ruminants. Principes de la nutrition et de l'alimentation des ruminants. Besoins alimentaires des animaux et valeur nutritive des aliments.
600 p., 1980, nouvelle édition . . . . . 150,00 F

Utilisation par les ruminants des pâturages d'altitude et parcours méditerranéens. Xe Journées du Grenier de Theix.
576 p., 1979 . . . . . 110,00 F

La Forêt et la Ville. Essai sur la forêt dans l'environnement urbain et industriel.
252 p., 1979 . . . . . 50,00 F

Introduction à la statistique en biologie par **S. C. Pearce traduction de J. P. Doazan.**
260 p., 1978 . . . . . 25,00 F

L'I.N.R.A., l'eau et la production agricole.
270 p., 1978 . . . . . 50,00 F

Génétique et Amélioration de la Vigne. Symposium international sur l'amélioration de la vigne. Bordeaux, 14-18 juin 1977.
472 p., 1978 . . . . . 230,00 F

Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par **le Groupe de Recherches I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A.**
192 p., 1978 . . . . . 55,00 F

Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par **J. Fournet.**
1652 p., 1978 . . . . . 300,00 F

Les Rongeurs de France, faunistique et biologie, par **H. Le Louarn et M. C. Saint-Girons.**
164 p., 1977 . . . . . 80,00 F

La Vache laitière. IXe Journées du Grenier de Theix.
342 p., 1977 . . . . . 60,00 F

Amélioration génétique des animaux de ferme. Application aux bovins (sous la direction de B. Vissac).
160 p., 1977 . . . . . 35,00 F

Carte pédologique de la France à 1/1 000 000 par **J. Dupuis** . . . . . 96,00 F

Cartes pédologiques de France à 1/100 000.
(Vichy, Perpignan, Angoulême, Brives, Dijon, Toulon, Moulins, Condom, Tonnerre, Privas, St-Dié, Lesparre). 96,00 F chacune

Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 40 fiches, 1974 . . . . . 168,50 F

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté par **P. Augé, P. Allemand, R. Hames.**
144 p., 1973 . . . . . 63,50 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique) route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I.N.R.A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U.N.E.S.C.O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Ann. Amélior. Plantes, 1980, (4)

TABLE DES MATIÈRES

G. LEFORT. — Introduction à l'expérimentation : la randomisation et ses conséquences . . 347

E. POCHARD, Anne-Marie DAUBEZE. — Recherche et évaluation des composantes d'une résistance polygénique : la résistance du Piment à *Phytophthora capsici* 377

F. BLONDON, G. CLABAULT, M. RAINGUEZ. — Action d'une température fraîche (10 °C) appliquée au stade jeune sur la croissance et l'activité photosynthétique de deux variétés précoces de Maïs 399

A. GALLAIS. — Sélection combinée et plans de croisements en amélioration des plantes. I. Éléments théoriques pour quelques plans équilibrés 411

A. CORNU, D. MAIZONNIER, H. WIERING, P. DE VLAMING. — Petunia genetics. III. — The linkage group of chromosome V. (Génétique du Pétunia. III. — Le groupe de linkage du chromosome V) 443

M. LE NARD. — Influence de différents traitements thermiques sur l'intensité de l'induction de la bulbification et sa suppression chez le bulbe de Tulipe 455

M. LE NARD. — Influence d'un traitement à température élevée appliqué après une conservation des bulbes à température basse sur l'élongation de la hampe florale de la Tulipe 469

R. DELECOLLE, J. C. GURNADE. — Liaisons entre le développement et la morphologie du Blé tendre d'hiver. I. — Stades de développement de l'apex, apparition des feuilles et croissance de la tige 479

P. LECLERCQ. — Études génétiques sur l'autostérilité chez le Tournesol 499

Vient de paraître 503

CONTENTS

G. LEFORT. — Introduction to experimentation: randomization and its consequences. . 347

E. POCHARD, Anne-Marie DAUBEZE. — Attempts in evaluating the components of a polygenic resistance of the Pepper to *Phytophthora capsici* 377

F. BLONDON, G. CLABAULT, M. RAINGUEZ. — The effect of cold temperature (10°) on the growth rate and photosynthetic activity of the young plant stage of two early varieties of Maize 399

A. GALLAIS. — Combined selection and mating designs in plant breeding. I. — Theoretical elements for some balanced plans 411

A. CORNU, D. MAIZONNIER, H. WIERING, P. DE VLAMING. — Petunia genetics. III. — the linkage group of chromosome V 443

M. LE NARD. — Effects of different temperature treatments on bulbing induction and its suppression in Tulip bulbs 455

M. LE NARD. — Effects of a high - temperature treatment applied after a low - temperature storage of bulbs on the elongation of tulip flower shoot 469

R. DELECOLLE, J. C. GURNADE. — Relationships between development and morphology in winter wheat. I. — Stages of apex development, appearance of leaves and stem growth 479

P. LECLERCQ. — Genetical study of self sterility in Sunflower 499

Just published 503

Les Annales de l'Amélioration des Plantes figurent dans Current Contents

I.N. 10.031.032